59.06(43)N

FOR THE PEOPLE
FOR EDVCATION
FOR SCIENCE

LIBRARY
OF
THE AMERICAN MUSEUM
OF
NATURAL HISTORY

MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH.

59:06(43)N
CK

EINE ZEITSCHRIFT

FÜR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

HERAUSGEGEBEN

VON

CARL GEGENBAUR,

PROFESSOR IN HEIDELBERG.

ZWÖLFTER BAND.

MIT 27 TAFELN UND 16 FIGUREN IM TEXT.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1887.

06.2.1173.aug18.

Inhalt des zwölften Bandes.

Erstes Heft.

Seite

Beiträge zur Kenntnis der Stammesgeschichte der Hufthiere und Versuch einer Systematik der Paar- und Unpaarhufer. Von M. Schlosser. (Mit Taf. I—VI.) 1

Eine neue Form von Süßwasser-Cölenteraten. Von L. Ussow. (Mit Taf. VII—VIII.) 137

Über das Verhältnis von Skelet und Weichtheilen bei den Madreporen. Von G. v. Koch. (Mit Taf. IX.) 154

Zweites Heft.

Über das Nervensystem und die Sinnesepithelien der Herzmuschel (Cardium edule L.) nebst einigen Mittheilungen über den histologischen Bau ihres Mantels und ihrer Siphonen. Von K. Drost. (Mit Taf. X.) 163

Bemerkungen über die wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden, spec. der Asymmetrie im Nervensystem der Prosobranchiaten. Von O. Bütschli. (Mit Taf. XI, XII und 1 Figur im Text.) 202

The origin of the Corpus Callosum, a contribution upon the Cerebral Commissures of the Vertebrata. I. By H. F. Osborn. (With plates XIII, XIV and 2 figures.) 223

Über die Bildung des Herzens der Amphibien. Von C. Rabl. (Mit Taf. XV, XVI und 2 Holzschn.) 252

Ein Beitrag zur Kenntnis der Muskulatur der Mundspalte der Affen. Von H. Rex. (Mit Taf. XVII.) 275

Paläontologische Notizen. Von M. Schlosser 287

Über die Kanäle im Humerus der Amnioten. Von G. Baur 299

Über die Malleoli der Unterschenkelknochen. Von C. Gegenbaur . . . 306

Drittes Heft.

Die accessorischen Branchialorgane von Citharinus. Von M. Sagemehl. (Mit Taf. XVIII.) 307

Seite

Über die sogenannte Leydig'sche Punktsubstanz im Centralnervensystem. Von B. Haller 325

Über den Bau der Bursaria truncatella; mit besonderer Berücksichtigung der protoplasmatischen Strukturen. Von A. Schuberg. (Mit Taf. XIX, XX und 2 Holzschn.) 333

Die Abdominalporen der Salmoniden nebst Bemerkungen über die Geschlechtsorgane der Fische. Von M. Weber. (Mit Taf. XXI und 2 Holzschn.) 366

Fortbildung und Umbildung des Ellbogengelenks während der Phylogenesis der einzelnen Säugethiergruppen. Von G. Tornier. (Mit 2 Holzschn.) 407

Zur Anatomie der Orbitalarterien. Von F. Meyer. (Mit Taf. XXII und XXIII.) 414

Viertes Heft.

Die vom Facialis innervirten Muskeln des Halses, Nackens und des Schädels eines jungen Gorilla (»Gesichtsmuskeln«). Von G. Ruge. (Mit Taf. XXIV.) 459

The origin of the Corpus Callosum, a contribution upon the Cerebral Commissures of the Vertebrata. II. By H. F. Osborn. (With plate XXV and 5 figures.) 530

Über die Richtungskörper bei Insekteneiern. Von F. Blochmann. (Mit Taf. XXVI, XXVII und 1 Holzschn.) 544

Erwiederung gegen E. D. Cope. Von M. Schlosser 575

Notiz. Von M. Schlosser 581

Beiträge zur Kenntnis der Stammesgeschichte der Hufthiere und Versuch einer Systematik der Paar- und Unpaarhufer.

Von

Max Schlosser
in München.

Mit Tafel I—VI.

Litteraturangaben[1].

Branco, W., Säugethiere von Punin. Eine fossile Säugethierfauna von Punin bei Riobamba in Ecuador. Paläontologische Abhandlungen von Dames und Kayser. Berlin 1883.

Brandt, J. F., Tentamen synopseos Rhinocerotidum viventium et fossilium, Mémoires de l'académie imperiale des sciences de St. Pétersbourg 1877. T. XXVI. No. 5.

Cope, E. D., 100th. Meridian. The extinct Vertebrata obtained in New Mexico. Parties of the Expedition of 1874. Report of the United States Geographical Surveys. West of the 100th. Meridian. Vol. IV. Paleontology 1877.

—— Tertiary Vertebrata. Tertiary Vertebrata Book I. Report of the U. St. Geological Survey of the Territories. F. V. Hayden. Geologist in Charge. Vol. III. 1884.

—— American Naturalist. Zahlreiche Aufsätze.

—— Proceedings of the American Philosophical Society. Paleontological Bulletin bei A. E. Foote, Philadelphia.

—— Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia.

Cuvier, G., Recherches sur les ossements fossiles. 4. édition.

Filhol, M. H., Ann. sc. géol. Étude des mammifères fossiles des Phosphorites du Quercy. Annales des sciences géologiques. T. VIII. 1877.

[1] Die pliocänen Formen sind in der vorliegenden Arbeit wenig berücksichtigt, wesshalb ich auch hier von der Angabe der diesbezüglichen Litteratur absehe.

Filhol, M. H., Étude des mammifères fossiles de St.-Géraud-le-Puy (Allier) ibid. T. X, XI. 1880. 1881.

—— Étude des mammifères fossiles de Ronzon. Haute Loire. ibid. T. XII. 1882.

—— Mammifères des phosphorites du Quercy. Mémoires sur quelques mammifères fossiles des phosphorites du Quercy. Toulouse 1882.

Fraas, Steinheim. Die Fauna von Steinheim mit Rücksicht auf die miocänen Säugethier- und Vogel-Reste des Steinheimer Beckens. Würtembergische Jahreshefte 1870.

—— ibid. 1885.

—— Palaeontographica. Bd. Diplobune.

Gaudry, A., Mammifères tertiaires. Les Enchainements du monde naturelle dans les temps géologiques. Mammifères tertiaires. Paris 1878.

Gervais, P., Zoologie et Paléontologie françaises 1859.

—— Zoologie et Paléontologie générales T. I und II. Paris 1869, 1876.

Giebel, Odontographie. Leipzig 1855.

Kowalevski, Waldemar, Anthracotherium. Monographie der Gattung Anthracotherium und Versuch einer natürlichen Klassifikation der fossilen Hufthiere.

—— Entelodon. Osteologie des Genus Entelodon.
Beide: Palaeontographica. Bd. XXII. 1873—1876.

—— Gelocus. Osteologie des Genus Gelocus. Palaeontographica. Bd. XXIV.

—— Hyopotamidae. On the Osteology of the Hyopotamidae. Transactions of the Philosophical Society. London 1873.

Leidy, Joseph, Ancient Fauna = Ancient Fauna of Nebrasca. 1852.

—— Extinct Fauna. The Extinct Mammalian Fauna of Dacota and Nebrasca. Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 1869.

—— Western Territories. Contributions to the Extinct Vertebrate Fauna of the Western Territories. Report of the United States Geological Survey of the Territories. 1873.

Marsh, O. C., Introduction. Introduction and Succession of Vertebrate Life in America. An Adress delivered before the American Association for the Advancement of Science at Nashville Tenn. 1877.

—— On the Dinocerata, an Extinct Order of Gigantic Mammals. 1885.

—— Fossil Horses 1874.
Polydactyle Horses 1879.
New Equine Mammals from the Tertiary Formation 1874.
Structure and Affinities of the Brontotheriidae 1874.
Principal Characters of the Brontotheriidae 1876.
} American Journal of Science and Arts.

Osborn, H. F. and Scott, W. B., Contributions from the E. M. Museum of Geology and Archaeology of Princeton College. Bulletin III. On the Skull of the Eocene Rhinoceros, Orthocynodon etc., on Achaenodon, an Eocene Bunodont, on Desmatotherium and Dilophodon etc.

Owen, Rich., British Mammalia.

Pictet, Vertébrés du Canton du Vaud. Mémoires sur les animaux vertébrés trouvés dans le terrain sidérolithique du Canton du Vaud. Genève 1857.

—— Supplément. Pictet et Humbert, Mémoires etc. Supplément. Genève 1869.

Rütimeyer, L., Eocäne Säugethiere aus dem Gebiete des Schweizerischen Jura. Neue Denkschriften der allgemeinen schweizerischen Gesellschaft für die gesammten Naturwissenschaften. 1862. Bd. XIX.

—— Beiträge zur Kenntnis der fossilen Pferde und zur vergleichenden Odon-

tographie der Hufthiere überhaupt. Verhandlungen der naturforschenden Gesellschaft in Basel. Bd. III. 1861.

Rütimeyer, L., Fossile Hirsche. Beiträge zu einer natürlichen Geschichte der Hirsche. Abhandlungen der schweizerischen paläontologischen Gesellschaft. Vol. VIII. 1881 und X. 1883.

Schmidt, Oscar, Die Säugethiere in ihrem Verhältnis zur Vorwelt. Internationale wissenschaftliche Bibliothek. Leipzig 1884.

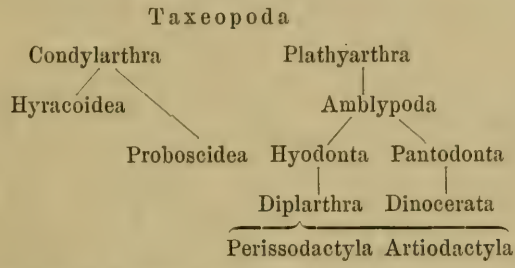
Vorwort.

Seit Kowalevski's genialem Werke über die Gattung Anthracotherium ist keine streng wissenschaftliche, eingehende Behandlung der fossilen Hufthiere mehr erfolgt. Es liegen zwar mehrfache Publikationen vor, die sich auf dieses Thema beziehen, doch ist der Charakter dieser Arbeiten ganz verschieden von dem der Darstellungsweise Kowalevski's. Eine annähernd vollständige Übersicht der einschlägigen Gattungen hat nur Wilkens gegeben: »Übersicht über die Forschungen auf dem Gebiete der Paläontologie der Hausthiere« — Biologisches Centralblatt —, doch sieht dieser Autor von einer kritischen Besprechung vollständig ab und begnügt sich, wie dies ja auch der Titel sagt, mit einer bloßen Zusammenstellung der einzelnen Formen. Die hübsche Arbeit von Oskar Schmidt: »Die Säugethiere in ihrem Verhältnis zur Vorwelt« greift nur einzelne wichtigere Typen heraus und stützt sich auch nur in seltenen Fällen auf direkte Beobachtungen. Gaudry's interessante Abhandlung: »Enchainements du monde naturelle. I. Mammifères tertiaires« sucht nur darzuthun, wie die allmähliche Umgestaltung der Säugethiere — hier der Hufthiere — erfolgt sein könnte, ohne indess näher auf die einzelnen Gattungen einzugehen und auf ihre etwaige Verwandtschaft und ihr zeitliches Vorkommen besonders Rücksicht zu nehmen. In all diesen drei namhaft gemachten Publikationen werden indess die Formen aus dem nordamerikanischen Tertiär äußerst dürftig behandelt, es beschränken sich diese Autoren fast ausschließlich auf die durch Leidy's Nebrasca-Werk und einige notizenartige Mittheilungen Marsh's bekannt gewordenen Reste, und doch wären ihnen höchst bedeutende Arbeiten, Leidy's: Western Territories Report of the U. St. Geol. S. 1873 und Cope's: Report upon the U. St. geogr. Surveys west of 100th Meridian 1874 zu Gebote gestanden, in denen namentlich die bisher so wenig bekannten Formen aus dem Eocän geschildert

sind. In neuester Zeit nun reihen sich an diese Publikationen Osborn's und Scott's: Contributions from the Princeton Museum und Cope's umfangreiches Werk: Tertiary Vertebrata, abgesehen von kleineren Mittheilungen in American Naturalist und Proceedings of the American Philosophical Society. Wir werden hier mit so vielen neuen Formen vertraut gemacht, dass wir nunmehr im Stande sind, uns von den ausgestorbenen Säugethierformen Nordamerikas ein ziemlich vollständiges Bild zu machen. Zu diesen amerikanischen Funden gesellten sich aber auch noch eine ansehnliche Anzahl neuer oder bisher wenig bekannter Typen aus dem europäischen Tertiär, so vor Allem aus den Phosphoriten des Quercy, den miocänen Ablagerungen von St.-Gérand-le-Puy und der Ulmer Gegend, so dass unsere Kenntnisse der fossilen Hufthiere im Vergleich zu dem Zeitpunkte, als Kowalevski sein treffliches Werk vollendete, ganz bedeutende Bereicherung erfahren haben. Es dürfte desshalb nicht allzu verfrüht erscheinen, wenn ich es versuche, eine übersichtliche Darstellung der wichtigsten Gattungen zu geben, ihrer verwandtschaftlichen Beziehungen zu einander, der Art und Weise ihrer allmählichen Entwicklung unter strengster Berücksichtigung ihres zeitlichen Vorkommens, und schließlich auch der Frage nach der Herkunft der Hufthiere überhaupt näher zu treten. Das europäische Material zu vorliegender Arbeit befindet sich in der paläontologischen Sammlung des kgl. bair. Staates und wurde mir von meinem verehrten Lehrer Herrn Professor Zittel in liebenswürdiger Weise zur Verfügung gestellt. Ich sage ihm hierfür meinen verbindlichsten Dank, dessgleichen Herrn Professor Dr. Hertwig, dem Konservator der osteologischen Sammlung. Was das amerikanische Material betrifft, so war ich leider einzig und allein auf die verschiedenen Publikationen der dortigen Autoren angewiesen. Ich betrachte es geradezu als Pflicht, hier eigens die unendlichen Verdienste E. D. Cope's, des unermüdlichen Forschers hervorzuheben, die merkwürdigerweise noch lange nicht gebührend gewürdigt werden. Von den Beobachtungen, die ich selbst an amerikanischem Material angestellt habe, muss ich völlig Umgang nehmen, da mir Herr Professor Marsh bei meinem Weggange von New Haven das Ehrenwort abgenommen hat, keinerlei Mittheilungen zu machen über das, was ich bei ihm gesehen hätte.

München, im Januar 1886.

Die Entdeckung der merkwürdigen Ordnung der »Condylarthra« im Eocän Nordamerikas muss als eine gewaltige Errungenschaft in der Phylogenie der Säugethiere überhaupt bezeichnet werden und können wir wohl hoffen, dass nunmehr in das Dunkel, welches bisher namentlich in Betreff der Herkunft der Hufthiere geherrscht hat, einiges Licht kommen dürfte. Merkwürdigerweise scheint indess Cope, der verdienstvolle Entdecker der Condylarthra, die Beziehungen dieser Ordnung zu den formenreichsten und wichtigsten Gruppen der Hufthiere, den Perissodactylen und Artiodactylen, nicht in ihrer vollen Bedeutung gewürdigt zu haben; er begnügt sich, gestützt hauptsächlich auf die Artikulationsverhältnisse im Tarsus, für die Phylogenie der Hufthiere das beigegebene Schema aufzustellen und nur noch nebenher auf gewisse Ähnlichkeiten im Zahnbau der Phenacodontiden[1] — einer Familie der Condylarthra — mit manchen Perissodactylen hinzuweisen.



Es könnte sonach fast scheinen, als wäre zwischen den Condylarthra und den Diplarthra noch eine weite Kluft zu überbrücken. Ich kann mich mit dieser Anschauung nicht befreunden; ich glaube vielmehr, dass das Kriterium, welchem Cope so viele Bedeutung beilegt, nämlich die Beschaffenheit des Carpus und Tarsus, jedenfalls auch nicht mehr Berücksichtigung verdient, wie das andere Hauptmerkmal, der Zahnbau.

Als wesentlich betrachtet Cope den Umstand, dass bei den Condylarthra das Naviculare mit dem Calcaneus, und nicht wie bei den Diplarthra, unter welchem Namen er die Paarhufer und Unpaarhufer zusammenfasst, das Cuboideum mit dem Astragalus artikulirt. Es ist freilich nicht zu leugnen, dass dieser Umstand alle Beachtung erheischt, um so mehr als sich eine solche Organisation sogar bis in die Gegenwart erhalten hat — Hyrax — die Proboscidea möchte ich hier, weil von gar zu dunkler Herkunft, überhaupt bei

[1] Tertiary Vertebrata. pag. 382. Paleontological Bulletin. No. 35. pag. 447. 1882.

Seite lassen. Dennoch ist es sehr wohl möglich, dass Hyrax diese primitive Organisation nur eben desshalb beibehalten hat, weil dieselbe für seine Lebensweise, die vielfach an die der Nager erinnert, entschieden praktischer ist. Bei diesen hat sich ebenfalls dieser ursprüngliche Zustand des Tarsus vorzüglich bewährt und desshalb auch konservirt. Anders aber verhält es sich mit den Paarhufern und Unpaarhufern. Die Extremitäten haben hier weniger eine große Beweglichkeit der einzelnen Glieder als vielmehr die größtmögliche Lokomotionsfähigkeit zu erreichen; diese aber wird jedenfalls eher durch innige Verbindung der einzelnen Carpus- und Tarsus-Knochen erzielt, eine Organisation, wie wir sie bei den Paarhufern und Unpaarhufern sehen, als dadurch, dass sich die einzelnen Knochen nur lose an einander legen, wie dies bei den Raubthieren der Fall ist[1]. Diese letzteren sind auch in der That im Vergleich zu den ersteren schlechte, wenigstens nicht ausdauernde Läufer, denn ihr Hinterfuß, dem ja beim Laufe die Hauptaufgabe, das Abschnellen, obliegt, ist eben nicht so fest gefügt wie der der Hufthiere.

Wenn nun die Paarhufer und Unpaarhufer aus den Condylarthra hervorgegangen sind, so muss sich auch die Organisation ihrer Extremitäten, hier vor Allem des Tarsus, von derjenigen ableiten lassen, welche diese letztere Gruppe charakterisirt und muss diese Umänderung auf mechanische Weise erklärt werden können.

Betrachten wir die Gruppirung der einzelnen Tarsusknochen bei den Condylarthren, so ergiebt sich ohne Weiteres, dass durch Anschluss des Cuboideums an den Astragalus dieser letztere zweifellos einen viel besseren Halt gewinnen würde, indem derselbe alsdann auf zwei Knochen der unteren Reihe sich stützen könnte, während er so nur mit dem einzigen Naviculare artikulirt. Dass aber die Artikulationsverhältnisse im Tarsus und selbstverständlich auch im Carpus so unabänderliche sein sollten, wie es nach den Anschauungen Cope's scheinen möchte, ist wohl kaum anzunehmen, die Anordnung der einzelnen Carpalien und Tarsalien zu einander dürfte doch vielmehr vor Allem von der Zweckmäßigkeit beeinflusst sein. Dass Paarhufer und Unpaarhufer durch die Amblypoda gegangen sein sollten, wie dies Cope neuerdings annimmt, kann ich nicht glauben, denn die Verschiedenheit zwischen diesen letzteren und den beiden erstgenannten Gruppen der Hufthiere ist

[1] Bei Carnivoren z. B. kann die Gruppirung dieser Knochen sogar manchmal innerhalb ein und derselben Gattung wechseln; man vergleiche nur Felis tigris und jubata.

doch zum mindesten eben so groß wie die zwischen Perissodactylen und Artiodactylen einerseits und den Condylarthra andererseits. Es ist sogar nicht einmal die Möglichkeit ausgeschlossen, dass die angezogene Ähnlichkeit im Bau des Tarsus der Paarhufer und Unpaarhufer mit dem der Amblypoda nur eine zufällige ist, gerade wie zwischen den Hyracoidea und den Proboscidia. Von diesen beiden letzteren meint aber Cope selbst, dass die erwähnte Analogie keineswegs durch etwaige verwandtschaftliche Beziehungen erklärt werden dürfte.

Selbst wenn man indess auch die Richtigkeit der Cope'schen Annahme zugeben und mit ihm die Paarhufer und Unpaarhufer von den Amblypoda und nicht von den Condylarthra ableiten wollte, so wird man doch nicht umhin können, die mannigfachen Anklänge anzuerkennen, die wir im Zahnbau so wie im Skeletbau zwischen den beiden ersteren und den Condylarthra beobachten. Überhaupt hat der Gesammthabitus — und auf diesen muss unter allen Umständen das meiste Gewicht gelegt werden — zwischen den Condylarthra und Diplarthra zweifellos größere Ähnlichkeit als zwischen den letzteren und den plumpen Amblypoda. Unter den vielen anderen Analogien möchte ich nur z. B. aufmerksam machen auf die große Ähnlichkeit, welche die Hand eines Phenacodus zeigt, verglichen mit der eines Palaeotherium. Jedenfalls weicht die Palaeotheriums-Hand sicher viel mehr von der eines Coryphodon ab, als von der des Phenacodus. Die Hand aber ist viel konservativer in ihrer Organisation als die hintere Extremität und giebt daher auch über etwaige Verwandtschaftsverhältnisse eher Aufschluss als der Fuß. Wären die Diplarthra endlich die Abkömmlinge von Amblypoden, so müsste mindestens noch eine weitere hypothetische Ordnung angenommen werden, deren Nothwendigkeit Cope selbst sehr wohl gefühlt zu haben scheint, indem er zwischen den beiden Ordnungen noch die der Hyodonta eingeschaltet hat. Anders ist es mit den Condylarthra. Es bedurfte lediglich gewisser Modifikationen in der Gruppirung der Fuß- und Handwurzelknochen, um diesen Typus der Hufthiere in die Artiodactylen und Perissodactylen zu verwandeln. Ich betrachte die Condylarthra daher als die Stammeltern dieser beiden letzteren Gruppen der Ungulaten.

Die Verschiebung der Tarsalien selbst dürfte alsdann wahrscheinlich zu jener Zeit stattgefunden haben, als die erste Zehe — Mc I und

Mt I — verloren ging, ein Stadium, von welchem der so wohl erhaltene Phenacodus primaevus anscheinend nicht mehr allzu weit entfernt war.

Die Organisation der Condylarthra und die Umwandlung derselben in die Perissodactylen und Artiodactylen.

Die Condylarthra haben $\frac{3}{3}$ I $\frac{1}{1}$ C $\frac{4}{4}$ Pr $\frac{3}{3}$ M. Die Incisiven und Caninen sind so gut wie gar nicht verschieden von denen der älteren Perissodactylen. Die Prämolaren zeigen einen ziemlich einfachen Bau, namentlich die vordersten. Auch steht der Pr_1 meist isolirt und erscheint so als Lückenzahn wie bei Carnivoren. Der Schädel ist noch wenig differenzirt und hält hinsichtlich seiner Beschaffenheit die Mitte zwischen dem der Carnivoren und der Diplarthra. Die Extremitäten sind kurz, die Zahl der Zehen und Finger ist fünf, doch sind die äußersten schon sehr klein geworden, — wenigstens bei Phenacodus. — Die Endphalangen sind bereits als echte Hufe entwickelt. Fibula und Ulna sind sehr kräftig; die erstere artikulirt weder mit dem Astragalus noch mit dem Calcaneus, sondern endet noch frei wie bei den Fleischfressern. — Es ist dies entschieden eine primitive Organisation. Im Tarsus legt sich das Naviculare an den Calcaneus; das distale Ende des Astragalus ist gerundet. Scapula und Becken haben noch viele Anklänge an die Fleischfresser; an diese, wenigstens an deren ältere Typen erinnert auch die Perforation des medialen Epicondylus am Oberarm; dieses Foramen findet sich bei allen älteren Säugethierformen. Der Oberschenkel hat einen großen dritten Trochanter und sieht auch sonst dem der Perissodactylen äußerst ähnlich. Die Anordnung der Carpalien ist eine reihenweise, während dieselben sonst bei den Diplarthra alternirend in einander greifen.

Die Hauptverschiedenheit zwischen den Diplarthren und Condylarthra besteht sonach in der Organisation des Carpus und Tarsus und soll dieselbe nach Cope so bedeutend sein, dass trotz der vielen Anklänge im Skelet und Zahnbau ein genetischer Zusammenhang zwischen den beiden Ordnungen nicht wohl denkbar wäre. Wenn nun die Condylarthra die Stammformen der Perissodactylen und Artiodactylen sind, so musste die Anordnung der Carpalien und Metacarpalien, so wie der Tarsusknochen eine Änderung erleiden. Für den Carpus ist es ohne Weiteres verständ-

lich, dass durch die alternirende Verbindung der einzelnen Knochen, wie wir sie bei den Unpaarhufern, wenigstens bei den primitiveren unter denselben, sehen, die Hand eine viel größere Festigkeit erreichen wird als durch die reihenweise Gruppirung der einzelnen Knochen. Gerade diese größere Festigkeit der Hand ist aber für die Hufthiere von der höchsten Bedeutung, denn die Hand fungirt bei ihnen lediglich als Stütze des Körpers und als Lokomotionswerkzeug, und nicht mehr als Greiforgan, wie bei den hierin primitiver gebauten Säugethieren, für welche daher auch eine größere Gelenkigkeit dieses Körpertheiles erforderlich ist. Dass eine solche Verschiebung der Handwurzelknochen aber unmöglich, die Stellung der einzelnen Carpalia und Metacarpalia vielmehr eine ganz unveränderliche sein sollte, wird doch sicherlich Niemand behaupten wollen, der überhaupt mechanische Vorgänge als die Ursachen der Umformung des Thierkörpers ansieht, wie dies, und zwar mit Recht, nunmehr doch von der Mehrzahl aller Forscher zugestanden wird. Der ohnehin den Boden kaum berührende Daumen würde dann, als gänzlich nutzlos, rasch reducirt.

Schwieriger gestalten sich die Verhältnisse für die Ableitung des Tarsus, doch könnte diese Veränderung bei den Perissodactylen etwa in folgender Weise geschehen sein. Die distale, bisher gerundete Facette des Astragalus wurde immer mehr abgeflacht, und zugleich der proximale, das distale Astragalusende umfassende Theil des Naviculare immer mehr abgestutzt. Gerade dieser Theil des Naviculare aber ist es, welcher seitlich mit dem Calcaneus artikulirte nunmehr aber sehr beschränkt wird. Es resultirt so ein Tarsus, bei dem die Verbindung der Knochen der oberen Reihe mit denen der unteren eine sehr lose ist. Ein solcher Fuß ist aber, weil zu leicht Verrenkungen ausgesetzt, äußerst unpraktisch, es musste daher irgend wie Abhilfe geschaffen werden. Dies geschah dadurch, dass das Cuboideum, das bisher mit dem Calcaneus nur mittels einer vollkommen ebenen Facette artikulirt hatte, sich nunmehr auf der Rückseite des Calcaneus immer mehr in schräger Richtung in die Höhe schob, bis es zuletzt mit dem Astragalus zusammentraf, wodurch wieder eine alternirende Verbindung der oberen und unteren Tarsalreihe zu Stande kam. Dies ist aber genau die Organisation des Perissodactylen-Tarsus.

Vergleicht man den Astragalus eines Artiodactylen mit dem eines Condylarthren so zeigt sich, dass auch hier die distale Facette noch eine bewegliche Rolle darstellt. Die Änderung ist auch hier dadurch erfolgt, dass sich das Cuboid zwischen

Naviculare und Calcaneus eindrängte und in die Höhe schob, bis es den Astragalus erreichte und hier bei dem Widerstande des Knochens — auf dem ja fast ausschließlich die ganze Last des hinteren Körpertheiles ruht — zum Stillstand gelangte, nicht ohne jedoch die Gestalt der distalen Facette des Astragalus ganz wesentlich zu beeinflussen.

Die Veränderungen, welche das Gebiss der Condylarthra durchzumachen hatte, bis dieselben zu echten Perissodactylen geworden sind, bestehen eigentlich nur in Verbindung der einzelnen Tuberkel der Molaren zu deutlichen Jochen.

Es erfolgen dann noch weitere Veränderungen:

1) Vergrößerung der letzten drei Prämolaren, wobei dieselben zugleich auch den Bau von echten Molaren nachahmen. Dieser Vorgang beginnt beim hintersten Prämolar — Pr_1 — und schreitet dann allmählich vor.

2) Anschluss der beiden vordersten Prämolaren — Pr_3 und Pr_4 — an die folgenden. Dieser Process beruht nicht sowohl in einer Platzänderung sondern in einer Vergrößerung der hinteren Pr.

3) Reduktion des vordersten Pr — Pr_4 —, der zuerst einwurzlig wird und dann sehr häufig verschwindet.

4) Erhöhung der hinteren Hälfte jedes Backzahnes — im Unterkiefer, wodurch, wie bereits am Oberkiefer, alle erhabenen Theile der Zahnkrone ins gleiche Niveau treten.

Sobald das Gebiss diese Reihe von Veränderungen erlitten und einen Zustand erreicht hat, als dessen Typus ich z. B. Anchitherium nenne, beginnt die Modernisirung.

Es nimmt die Zahnkrone an Höhe zu, verliert aber an Solidität, was indess wieder durch Vergrößerung der Kaufläche in Folge des Auftretens zahlreicher sekundärer Ausstülpungen gut gemacht wird. Die Wurzelbildung wird immer weiter hinausgeschoben. Der Pr_1 verschwindet völlig, sofern er überhaupt noch vorhanden ist, und tritt nur manchmal noch bei einzelnen Individuen als atavistisches Merkmal auf.

Perissodactyla.

Innerhalb der Perissodactylen lassen sich vier große Gruppen unterscheiden — die Equidae[1], Tapiridae, Chalicotheriidae und Rhinoceridae.

[1] Selbstverständlich im weitesten Sinne.

Die Equidae.

Dieser Stamm ist charakterisirt durch die halbkreisförmige Krümmung der Joche der Unterkieferbackzähne, die außerdem an der Stelle, an welcher die beiden Joche zusammenstoßen, zwei ursprünglich kegelförmige Gebilde entwickeln, die dann zur Doppelschlinge des Pferdezahnes — *a a'* RÜTIMEYER[1] — werden. Die oberen Backzähne besitzen eine deutliche Außenwand, gebildet aus den beiden Außenhöckern. Außer diesen sind noch zwei Zwischenhöcker und zwei gleich große Innenhöcker vorhanden — Unterschied von den Chalicotheriiden. Je einer dieser Zwischenhöcker und Innenhöcker verschmelzen ziemlich innig zu je einem schwachen nach rückwärts gebogenen Querjoch, das von der Außenwand scharf getrennt ist — Unterschied von den Rhinoceriden und Tapiriden. Die unteren Backzähne zeichnen sich gegenüber denen der beiden eben genannten Familien dadurch aus, dass ihre Joche wie bei den Chalicotheriiden halbkreisförmig gekrümmt sind. Bei diesem Stamme kommt es zur Bildung prismatischer Zähne, die zugleich mit Einzehigkeit verbunden ist. Die am Vorderfuße ursprünglich vier, am Hinterfuße drei betragende Zehenzahl wird nämlich im Laufe der Zeit in der Weise vereinfacht, dass alle Zehen mit Ausnahme der dritten — mittleren — allmählich schwächer werden und zuletzt nur noch durch phalangenlose Stummel repräsentirt sind. Die condylarthre Stammform der Equiden haben wir wohl in Phenacodus puercensis Cope[2] aus dem Puercobed zu suchen. Es ist derselbe zwar noch nicht vollständig bekannt, doch genügt sein Gebiss allen Anforderungen, die man an die Stammform der Equiden zu stellen berechtigt ist. Nach den Homologien mit den jüngeren Phenacodus-Arten, deren Skelet bis ins kleinste Detail vorliegt, besaß auch dieses Thier fünf vollständige Zehen an jeder Extremität — die fünfte und erste Zehe bedeutend kürzer als die übrigen, aber relativ höher als bei den jüngeren Arten —, vollständige Ulna und Fibula und einen langen Schwanz. Die Zahl der Prämolaren, Molaren, Incisiven und Caninen ist völlig die gleiche wie bei den echten Perissodactylen. Die Tuberkel der Molaren sind

---

[1] Beiträge zur Kenntnis der fossilen Pferde.

[2] COPE, Tertiary Vertebrata. Ph. Vortmani pag. 464 pl. 57 *g*, 57 *h*, 58 und Ph. primaevus pag. 435 pl. 57 *b*—*e*, 57 *h* und 58.

bereits zu Jochen gruppirt, doch ist der Bunodontentypus noch deutlich ausgesprochen. Die oberen Molaren haben zwei Außentuberkel, die eine Art Außenwand bilden, — zwei Innentuberkel und zwei Zwischentuberkel; die unteren Molaren bestehen aus zwei Außen- und zwei Innenhöckern, doch ist die Vorderhälfte dieser Zähne noch höher als die hintere. Der untere M_3 zeigt die Andeutung eines dritten Lobus. Der vorderste Prämolar steht isolirt. Sämmtliche Pr sind noch ziemlich einfach gebaut und der hinterste ahmt in beiden Kiefern die Struktur eines Molaren nach, so weit dies bei seiner Einfachheit möglich ist. An dem unteren Pr_2 ist jedoch die Hinterhälfte noch sehr unentwickelt, am oberen Pr_1 fehlt noch der erste Innentuberkel. Der Canin gleicht ungefähr dem von Palaeotherium. Die Beschaffenheit der Extremitätenknochen von Phenacodus, insbesondere des Femur, erinnert sehr an die Perissodactylen. Die Carpalien stehen in Reihen, die Tarsalien dessgleichen. in so fern jedes Cuneiforme nur mit dem gleichnamigen Metatarsale artikulirt. Das Cuboid erreicht den Astragalus noch nicht, sondern stößt nur an das Naviculare. Bezüglich der Systematik dürfte jedoch die Gattung Phenacodus entschieden zu weit gefasst sein[1].

Von einem der älteren Phenacodus, bei welchem vermuthlich wohl die erste und fünfte Zehe noch kräftiger entwickelt waren, stammt wahrscheinlich der erste echte Equine, das Hyracotherium[2], ab, doch erhielten sich zugleich auch noch mehrere Phenacodus-Formen, in denen wir möglicherweise die Voreltern anderer Perissodactylen, vielleicht die des Propalaeotheriums und allenfalls sogar die der Palaeosyops[3]-Chalicotherium-Reihe zu suchen haben. Fast möchte ich den verhältnismäßig hochbeinigen und zugleich im Zahnbau noch primitiveren Phenacodus Vortmani für den Vorläufer der Equiden, den plumperen primaevus dagegen für den Ahnen der Palaeotherien ansehen, denn auch diese sind plumper als die Equiden.

Mit Phenacodus ist höchst wahrscheinlich Helohyus[4] Marsh

---

[1] Es hat z. B. Phenacodus Vortmani noch ganz bunodonte Backzähne und fehlt der — freilich bei allen Phenacodus schwach entwickelte — dritte Lobus des unteren M_3 vollständig. Der Phenacodus tribolatus weicht gleichfalls von den typischen bedeutend ab.

[2] Cope, Tertiary Vertebrata. pag. 635 pl. 49 *a*, *b*, *c* (H. venticolum).

[3] Cope, ibid. pag. 697 pl. 50—53 (div. sp.). Leidy, Western Territories. pag. 28 pl. 4, 5, 18, 23, 24, 28.

[4] Introduction. pag. 36.

identisch, wenigstens hat er nach den Angaben dieses Forschers die gleiche Anordnung der Höcker wie Hyracotherium, das ja auch von seinem Entdecker Owen für einen Suiden gehalten wurde.

Die Gattung Hyracotherium erweist sich bereits als echter Unpaarhufer. Die Zehenzahl beträgt vorn vier, hinten drei. Die Prämolaren sind noch viel einfacher als die Molaren, der vorderste Pr ist noch isolirt; der untere M_3 hat bereits einen dritten Lobus. Wie bei Phenacodus sind auch in dieser Gattung Formen mit scheinbar bunodontem und deutlich lophodontem Gebisse vereinigt, — als Typus der ersteren nenne ich H. leporinum[1], als den der letzteren siderolithicum[2] — doch existiren, namentlich wenn man die amerikanischen Formen berücksichtigt, Übergänge zwischen diesen extremsten Typen und stehen dieselben wohl in genetischem Verhältnisse zu einander. Der Bau des Hyracotherium-Skelettes, von H. venticolum vollständig bekannt, ist entschieden pferdeartig, namentlich der Schädel erinnert sofort an Pferd. Die Extremitäten sind sehr schlank. Am Hinterfuße beträgt die Zehenzahl nur noch drei, am Vorderfuße ist die vierte Zehe — Metacarpale V mit Phalangen — noch sehr kräftig entwickelt. Ulna und Tibia sind ihrer ganzen Länge nach erhalten, die Artikulation der Carpalien und Tarsalien ist ganz ähnlich wie bei Palaeotherium.

Mit diesem Hyracotherium ist wahrscheinlich der Eohippus Marsh[3] identisch, der noch ein Rudiment des Daumen besitzen soll, nach Cope auch der Orohippus Marsh. Bei Hyracotherium siderolithicum hat der hinterste Pr bereits den Bau eines M, bei einem Originale Pictet's hat sich sogar schon der vorletzte obere Pr vervollkommnet. Bei venticolum ist diese Veränderung nur am letzten Pr des Unterkiefers erfolgt. Der Fortschritt bei H. leporinum gegenüber dem Gebiss der condylarthren Stammform besteht darin, dass die Zahnreihe hier bereits vollständig geschlossen ist. Die nächstfolgende Form ist Orotherium[4], nach Cope identisch mit Pliolophus Owen. Hier besitzen die Unterkieferzähne bereits zwei Innentuberkel, die Doppelschlinge *a a* Rütimeyer's. Der vorderste Pr ist noch isolirt, der hintere gleicht schon einem Molar.

---

[1] Owen, British Mammalia. 1846. pag. 419 fig. 165—167.
[2] Pictet, Terrain siderolithique. pag. 53 pl. IV fig. 1—4.
[3] Introduction. pag. 31.
[4] Cope, 100th Meridian. pag. 254 pl. 65 fig. 1—17.

Die Gattungen Anchilophus[1] und Epihippus[2] nähern sich schon bedeutend dem Genus Anchitherium. Bei dem ersteren hat der vorderste untere Pr — Pr_4 — zwei Wurzeln: der vorletzte und selbstverständlich auch der letzte Pr zeigt bei beiden Gattungen die Struktur von Molaren, die Doppelschlinge hat sich noch deutlicher entwickelt. Der untere M_3 hat einen kräftigen Absatz. Die Zahnreihe ist vollständig geschlossen. Die Zehenzahl war hier wohl auch an der Hand bereits auf drei reducirt.

Bei Anchitherium[3] hat der vorderste Pr eine sehr bedeutende Reduktion, er hat bloß mehr eine Wurzel, die übrigen Pr sind gleich M, nur der Pr_3 erscheint in seiner vorderen Hälfte etwas modificirt, verlängert und verschmälert. Der Absatz des unteren M_3 ist bei Aurelianense bedeutend reducirt; unter den amerikanischen Arten finden sich Mittelformen in dieser Beziehung. Die Seitenzehen heben sich bereits vom Boden ab, und die Carpalien und Tarsalien werden schon sehr niedrig — Gaudry pag. 134 Fig. 176. Ulna und Fibula besitzen noch ihre volle Länge und sind noch nicht in der Mitte aufgelöst. Mesohippus und Miohippus Marsh sind identisch mit Anchitherium, der eine davon hat noch Rudimente des Fingers. Bei Anchitherium liegen alle Erhabenheiten der Zahnkrone ungefähr in dem gleichen Niveau. Von der genannten Gattung sind die Leidy'schen Parahippus[4] und Hyohippus[5] im Ganzen wenig verschieden, doch leiten sie zu dem merkwürdigen Merychippus[6], dem eigentlichen Ausgangspunkte der modernen Pferde. Die Krone wird immer höher, der Schmelz faltet sich immer mehr, Cementsubstanz tritt auf, während das Schmelzblech dünner wird, da die gleiche Menge Schmelz in Folge Höherwerdens des Zahnes sich auf eine größere Fläche vertheilen muss.

Merychippus genügt allen Anforderungen, die man an eine Mittelform zu stellen berechtigt ist. Sein definitives Gebiss ist

---

[1] P. Gervais, Zool. et Pal. fr. pag. 86 pl. 35 fig. 18.

[2] Polydactyle Horses. pag. 502.

[3] Das Anchitherium siderolithicum (Rütimeyer, Eocäne Säugethiere pag. 28 Fig. 59) = Lophiotherium elegans (ibid. Fig. 49) Rütim. gehört wohl zu Anchilophus. Auch das Anchitherium Radegondense P. Gervais, Zool. et Pal. fr. pag. 85 pl. 30 fig. 1, 2) muss von Anchitherium getrennt werden, da nur $Pr_1 = M$ ist und M_3 im Unterkiefer keinen Absatz hat, was die geringe Entwicklung des oberen M_3 andeutet.

[4] Introduction pag. 31.

[5] Leidy, Extinct Fauna of Nebrasca. pag. 314 pl. XXI fig. 7—10.

[6] Leidy, - - - - pag. 311 pl. XXI fig. 11, 12.

bereits pferdeartig, hat Cement und ebene Kaufläche, doch ist die Höhe der Krone noch recht unbedeutend. Das Milchgebiss steht dem definitiven Gebiss von Anchitherium näher, es hat also die ursprüngliche Beschaffenheit länger bewahrt, als das definitive[1].

Hipparion — Protohippus Marsh[2] — hat prismatische Zähne, wenig verschieden von denen des Pferdes. Der Pr_4 fehlt im Unterkiefer schon sehr häufig. Die beiden Seitenzehen sind noch vollständig erhalten, doch etwas schwächer als bei Anchitherium und berühren auch den Boden nicht mehr. Im Ganzen stimmt das Skelet mit dem des Pferdes vollkommen überein. Von der Ulna hat sich nur mehr der obere Theil erhalten, die Fibula ist bereits resorbirt — Gaudry pag. 135 Fig. 177.

Pliohippus[3]. Die Seitenzehen haben sich hier schon zu Griffeln ohne Phalangen umgestaltet.

Hippidium[4] hat sehr einfache Zähne. Es besitzt noch eine zweite Zehe Mc II, sonst sind die Seitenzehen völlig geschwunden. Es ist aber ein deutliches Trapezium vorhanden. Wir haben es hier wahrscheinlich mit einem Ausläufer des Pferdestammes zu thun, vielleicht ausgehend von Hypohippus Leidy. Der vierte Pr ist noch ziemlich kräftig entwickelt.

Den Schluss der Pferdereihe bildet die Gattung Equus. Seitenzehen normal nur als Griffelbeine entwickelt. Bei den geologisch älteren Arten — E. Stenonis hat sich Pr_4 im Oberkiefer erhalten.

Das Skelet ist bei vielen Gliedern der Pferdereihe nur sehr unvollständig bekannt und musste ich mich daher auf die Rekapitulationen der kurzen Angaben von Marsh und anderer Autoren beschränken.

Der Ursprung des Pferdestammes muss wohl in Nordamerika gesucht werden, denn nur hier findet sich die wichtige Gattung Phenacodus und zwar in ziemlich ansehnlicher Artenzahl. Die Nachkommen desselben — Hyracotherium — gelangten auch zum

---

[1] Leidy, Extinct Fauna of Nebrasca. pag. 292 pl. XVII fig. 3—15, pl. XVIII fig. 49—56. Leider giebt die Abbildung in Leidy's Nebrasca hierüber wenig Aufschluss und muss geradezu als ziemlich misslungen bezeichnet werden, während doch sonst die Abbildungen in diesem Werke mit Recht gerühmt werden. Das Original selbst ist das Frappanteste, was ich jemals von Mittelformen gesehen habe.

[2] Introduction. pag. 32. Journal of Science 1879. pag. 502.

[3] Ibid. pag. 32.

[4] Burmeister, Pferde der Pampasformation.

Theil nach Europa und haben sich da möglicherweise selbständig weiter entwickelt — Anchilophus und Anchitherium, doch ist es nicht ganz undenkbar, dass auch dieser letztere Typus wiederum aus Amerika eingewandert ist. Die weitere Entwicklung des Stammes erfolgte aber wahrscheinlich in Nordamerika und hat auch das Hipparion von dort seinen Weg nach Europa genommen. Dieses Thier nun dürfte sich daselbst zum echten Pferde umgestaltet haben — durch Equus Stenonis und quaggoides — doch kann das Pferd des europäischen Pliocän und Quartärs recht wohl auch von indischen Formen seinen Ursprung genommen haben. Erst aus dem Pferde des europäischen Diluvium entstanden unsere jetzigen Pferderassen, während in Amerika der Pferdestamm vollständig erlosch.

Eine gänzlich ausgestorbene Seitenlinie der Equiden bilden die Gattungen Propalaeotherium, Palaeotherium und Paloplotherium, sämmtlich bisher nur in Europa gefunden. Der Charakter der Zähne ist einfacher als bei der Pferdereihe, auf den oberen M sind die Joche stärker gebogen und die Zwischenhöcker undeutlicher, im Unterkiefer wird die Doppelschlinge *a a'* RÜTIMEYER's nur durch einfache Spitzen repräsentirt. Das Propalaeotherium[1] im Mitteleocän ist zwar nur sehr unvollständig bekannt, doch dürfen wir wohl annehmen, dass es in jedem Kiefer vier Pr besessen habe, die verhältnismäßig sehr einfach gebaut waren, jedenfalls einfacher als M, wie dies auch am Pr_1 deutlich zu sehen ist. Die Zähne selbst, M wie Pr, zeigen noch sehr massive Höcker, die indess bereits in der gleichen Weise angeordnet waren, wie bei Palaeotherium. Das Skelet ist bis jetzt noch unbekannt. Es wäre nicht unmöglich, dass der Vorderfuß noch eine vollständige vierte Zehe besessen hätte — Metacarpale V mit Phalangen.

Palaeotherium erscheint im Vergleich zu dem vorhergehenden Genus schon als sehr modernisirt. Es hat zwar noch $\frac{4}{4}$ Pr: diese sind aber mit Ausnahme des vierten — vordersten — den Molaren schon ganz ähnlich geworden, und lassen sich auch die beiden Außentuberkel in der Außenwand der oberen Molaren nur noch schwer nachweisen. Das Skelet ist von mehreren Arten überliefert. Die Zahl der Zehen beträgt bloß mehr drei, Metacarpale V ist zu einem kurzen Stummel geworden. Alle drei Zehen berührten den Boden.

[1] KOWALEVSKI, Palaeontographica. Bd. XXII. pag. 208 Taf. II Fig. 3, 4.

Paloplotherium besitzt nur mehr $\frac{3}{3}$ Pr, die freilich im Vergleich zu den M noch sehr einfache Struktur zeigen. Doch erscheint diese Gattung trotzdem als ein bedeutend vorgeschrittener Typus, denn die Zahnkrone ist schon wesentlich höher als bei Palaeotherium, die Zähne setzen schon Cement an und die Seitenzehen sind schon sehr schmal geworden, fast wie bei Hipparion.

Nach den Analogien mit den weiter entwicklungsfähigen Perissodactylen-Typen hätte Paloplotherium, so fern es noch länger erhaltungsfähig gewesen wäre, eine Umgestaltung der Prämolaren und den Verlust eines weiteren Pr erleiden müssen, bevor die Zähne prismatisch geworden wären. Perissodactylen mit $\frac{5}{5}$ Backzähnen sind aber bis jetzt nicht bekannt und anscheinend auch nicht zu erwarten, und wäre sonach das völlige Aussterben dieses Seitenzweiges in der allzu frühen Reduktion des Gebisses begründet.

Günstigere Bedingungen für weitere Umbildung hätte Palaeotherium besessen; der nächste Schritt wäre wohl der zu einer Anchitherium-ähnlichen Form gewesen, doch hat es den Anschein, als wäre Palaeotherium für seine Zeit schon ohnehin zu hoch organisirt gewesen und sonach bloß als prophetischer Typus zu deuten — fast alle Pr = M —.

An dieser Stelle möchte ich auch des vielgenannten, gleichwohl aber sehr wenig bekannten Genus Pachynolophus Erwähnung thun. Allem Anschein nach sind hier Formen vereinigt, die in Wirklichkeit wenigstens zum Theil sehr weit von einander abweichen; so muss man wohl vor Allem den Kowalevski'schen Pachynolophus aus den Bohnerzen von Mauremont (Palaeontographica Bd. XXII p. 207 Taf. VIII Fig. 8—10) abtrennen und in die Nähe von Hyracotherium stellen. Die Gervais'schen Pachynolophus[1] dagegen dürften mehr Beziehungen zu den Lophiodonten und somit zu den Tapiriden aufweisen, obwohl sich wenigstens bei Duvali doch auch Anklänge an die Hyracotherien erkennen lassen, wenigstens in der Anwesenheit deutlicher Zwischenhöcker auf den Oberkiefermolaren. Aus der weit vorgeschrittenen Reduktion der noch sehr einfachen Prämolaren — nur oben noch ein winziger Pr_1 erhalten — schließe ich darauf, dass wir es mit einem bald erlöschenden Überrest einer

[1] P. Gervais, Zool. et Pal. franc. P. Duvalii pag. 125 pl. 17 fig. 1, 2. Prevosti pl. 35 fig. 15, 16, cesseracicus pl. 18 fig. 8.

Gruppe zu thun haben, die wohl zugleich die noch weniger veränderten Stammformen der Hyracotheriden einerseits und der Tapiriden andererseits in sich begriff und von einem der älteren Phenacodus ihren Ursprung genommen hatte. Der Cope'sche Pachynolophus[1] ist dagegen schon ein echter Tapiride.

Die Chalicotheriidae.

An den Equidenstamm, insbesondere an die bald erlöschende Palaeotherium-Reihe schließt sich der Stamm der Chalicotheriiden sehr nahe an. Die Unterschiede bestehen nur darin, dass die unteren Backzähne statt der Kegel $a\,a'$, dem Anfange der Doppelschlinge des Pferdezahnes, nur die einfachen an einander stoßenden, ursprünglich an ihrer Spitze jedoch getrennten Enden der beiden halbmondförmigen Joche tragen und dass bei den oberen Backzähnen der zweite Innentuberkel ziemlich verkümmert ist. Prismatischer Zahnbau so wie Einzehigkeit werden bei diesem Stamme anscheinend nicht erreicht. Die ältesten Glieder dieser Formenreihe sind Palaeosyops[2] und Limnohyus[3], beide im oberen Eocän von Nordamerika. Die Tuberkel sind hier noch sehr dick, zeigen jedoch schon deutlich die Gruppirung im Sinne der Joche des Chalicotherium-Zahnes. Der vorderste Prämolar — Pr_4 — ist noch isolirt und gleich den übrigen noch sehr einfach gebaut. Die Caninen und Incisiven sind sehr kräftig und von der für alle ältesten Hufthiere charakteristischen, fast fleischfresserartigen Beschaffenheit. Der untere M_3 hat einen wohl entwickelten dritten Lobus und zeigt auch dem zufolge der obere M_3 stets die volle Zusammensetzung eines Molaren. Bei manchen Palaeosyops ahmen die letzten Pr schon mehr oder weniger die Gestalt von Molaren nach, auch reicht der Pr_4 schon nahe an den Pr_3 heran, und außerdem zeigen auch die Zähne auf ihrer Oberfläche nicht mehr die ursprüngliche Rauheit, sondern werden glatt, wie bei dem jüngeren Titanotherium. Palaeosyops muss wohl in mehrere Genera zerlegt werden, da es in seinem dermaligen Umfange zu verschiedenartige Formen umfasst.

[1] Cope, Systematic Arrangement of the Perissodactyla. Am. Philos. Soc. 1881. pag. 382 fig. 1.

[2] Marsh, Introduction. pag. 35. Cope, Tert. Mammalia. pag. 697 pl. 50—53 div. Fig.

[3] Marsh, ibid. pag. 35. Cope, Tert. Mammalia. pag. 707 pl. 50 fig. 4, pl. 51 fig. 3.

Das Lambdotherium[1] Cope, eine kleine Form ebenfalls aus dem Eocän von Nordamerika, hat nur drei ziemlich einfache Pr im Unterkiefer; der Absatz des unteren M_3 ist noch sehr klein. Sofern dieses Thier überhaupt Nachkommen hinterlassen hat, kann nur allenfalls Chalicotherium mit der gleichen Zahnzahl in Betracht kommen, doch sterben solche früh reducirte Formen wie Lambdotherium in der Regel bald völlig aus.

Diplacodon[2] hat bereits echte Joche. Die Molaren erinnern lebhaft an die von Chalicotherium, bei den oberen Prämolaren aber sind die Innenhügel mit dem Vorderrande und nicht wie bei Chalicotherium mit dem Hinterrande verbunden. Die Pr sind noch viel einfacher als die M. Der Vorderfuß besaß 4, der Hinterfuß 3 Zehen. Die Caninen ähneln noch denen von Palaeosyops, sind aber von mäßiger Größe; die Incisiven, deren Zahl $\frac{3}{3}$ beträgt, sind ebenfalls bereits etwas reducirt.

Titanotherium Leidy[3] — Brontotherium Marsh[4], Symborodon Cope[5] etc. — ist das nächst höhere Glied der Chalicotheriidae. Der vierte Pr fehlt im Unterkiefer nicht allzu selten, die Pr sind den M ähnlich, aber kürzer. Die Incisiven haben, wenn überhaupt noch vorhanden, sehr geringe Größe und eine kugelförmige Krone. Eben da diese Zähne völlig im Verschwinden begriffen sind, geben sie auf keinen Fall ein Kriterium ab für Aufstellung von Genera, wie solche von den amerikanischen Autoren hierauf basirt werden[6]. Der Jochbogen inserirt sehr weit vorn am Gesichtsschädel. Der Vorderfuß hat noch vier vollständige, gleich starke Zehen, der Hinterfuß nur mehr drei.

Leptodon[7] Gaudry, Pikermi — nur Unterkiefer bekannt — hat vier Pr, von denen die letzten ganz mit Molaren übereinstimmen. M_3 hat einen dritten Lobus wie bei Palaeotherium. Vielleicht steht diese Gattung in engerer Beziehung zu dem Titanotherium.

Chalicotherium ist der extremste Typus dieses Stammes. Die

---

[1] Cope, Tertiary Mammalia. pag. 709 pl. 56*a*, 29*a*, 58, 24 div. Fig.

[2] Introduction. pag. 35.

[3] Leidy, Extinct Fauna. pag. 206 pl. XXIV.

[4] Introduction. pag. 35.

[5] Cope, Systematic Arrangement of the Order Perissodactyla 1881. pag. 380.

[6] Marsh unterscheidet gar vier Genera — in: Principal Characters. Journal of Science 1876. Vol. XI. pag. 338, von denen sicher das eine oder andere nur verschiedene Altersstadien repräsentirt.

[7] Gaudry, Pikermi. pl. 34 fig. 1, 2.

Incisiven sind bereits gänzlich ausgeblieben, die Caninen sehr klein geworden. Die Zahl der Prämolaren ist drei und sind dieselben wesentlich einfacher gebaut als die Molaren. Der letzte M des Unterkiefers hat niemals einen Absatz[1]. Alle diese Verhältnisse sprechen dafür, dass Chalicotherium schon frühzeitig sich von einer Form mit einfach gebautem Pr abgezweigt hat, wahrscheinlich von Palaeosyops oder von Lambdotherium — das auch nur einen schwachen Absatz am M_3 und ebenfalls nur drei Pr besitzt. Die Insertion des Jochbogens liegt sehr weit hinten — neben M_2 —. Möglicherweise hatte diese Gattung auch am Vorderfuße nur drei Zehen, doch ist derselbe bis jetzt nicht bekannt.

Mit den Rhinoceriden hat dieser Stamm die Reduktion der Incisiven und Caninen gemein; an die älteren Equiden erinnert die Gestalt der Backzähne. Die meisten Chalicotheriiden lebten in Amerika, erst zur Miocänzeit tritt eine kleine Art Chalicotherium modicum in Mitteleuropa auf; zugleich erreicht der Stamm in Nordamerika seine größte Blüthe in dem riesigen Titantotherium. Zur Obermiocän- und Pliocänzeit treffen wir mehrere große Chalicotherium-Arten in Europa und Indien; auch im Pliocän von Amerika — Oregon — ist nach Marsh[2] diese Gattung zu finden. In Asien scheint sich dieselbe bis ins Diluvium erhalten zu haben, wenigstens kennt man Reste derselben aus diluvialen Ablagerungen Chinas. Dass dieser Stamm nunmehr vollständig ausgestorben ist, kann nicht überraschen, wenn wir bedenken, wie wenig modernisirungsfähig derselbe war. Aller Fortschritt seit seinem ersten Auftreten besteht nur in Reduktion und Komplikation der Prämolaren, bei manchen Formen sogar nur im Verluste des vordersten derselben, in der Bildung deutlicher Joche auf den Backzähnen und in dem theilweisen oder gänzlichen Verschwinden der Incisiven und Verkleinerung der Caninen und endlich in dem Verluste der ersten und fünften Zehe. Von einem Höherwerden der Zahnkrone so wie von einer Streckung

[1] Bei Ch. modicum befindet sich hinter dem zweiten Lobus noch ein niedriger Hügel. Zu Chalicotherium gehört auch vielleicht das Chasmotherium — Rütimeyer — Eocäne Säugethiere der Schweizer Bohnerze pag. 63 Taf. V Fig. 70—72. Jedenfalls sind die daselbst abgebildeten Zähne Prämolaren eines Perissodactylen. Zu dem nämlichen Thiere muss auch zweifellos der als »Xiphodon« bezeichnete Zahn (ibid. Taf. V Fig. 73) gestellt werden, der sicher einen Pr repräsentirt.

[2] Introduction and Succession of Vertebrate Life in America. pag. 35.

der Metapodien ist während der ganzen Dauer dieses Stammes keine Spur zu bemerken.

Auch die Chalicotheriidae lassen sich, wenn gleich nicht so deutlich, auf die Condylarthra zurückführen und zwar vielleicht auf Protogonia[1]. Als Mittelform zwischen diesem und Chalicotherium können wir Ectocion Cope[2] betrachten, bei welchem die Tuberkel schon in Reihen gestellt sind und auch zugleich schon eine echte Außenwand auf den oberen Backzähnen vorhanden ist. Um die Zähne dieses Thieres in die eines Chalicotheriiden überzuführen, mussten nur die Zwischentuberkel der Oberkieferzähne zum Verschwinden und die Innentuberkel zum Verschmelzen gebracht werden. Die oberen Pr sind noch sehr einfach gebaut; der obere Pr_1 scheint noch sehr einfach gewesen zu sein. Das Skelet ist nicht bekannt. Es wäre nicht unmöglich, dass wir es auch hier noch mit einem Condylarthren zu thun hätten.

Anschließend an die beiden besprochenen Familien möchte ich hier noch auf zwei ganz eigenthümliche Typen aufmerksam machen. Es sind dies Meniscotherium Cope[3] und Macrauchenia Burmeister[4]. Die erstere Gattung stellt Cope zu den Condylarthra, die letztere zu den Perissodactylen. Meniscotherium hat ein entschieden lophodontes Gebiss; die Form seiner Backzähne erinnert auffallend an Chalicotherium, ist indess in einer Beziehung sogar noch höher fortgeschritten, in so fern der letzte Pr schon ganz die Struktur eines echten M angenommen hat. Dagegen ist noch ein vierter Pr vorhanden, der noch dazu nicht bloß sehr einfachen Bau aufweist, sondern auch noch von dem folgenden Pr absteht. Calcaneus und Astragalus stimmen vollständig mit denen der Condylarthra, dagegen sehen Humerus, Tibia und Femur den entsprechenden Knochen vieler Perissodactylen — z. B. Hyracotherium — sehr ähnlich, nur hat der Humerus noch das ursprüngliche Epicondylarforamen. Wir sehen also hier eine merkwürdige Mischung von ganz alterthümlichen und sehr modernen Charakteren. Dass ein derartig organisirtes Thier nicht sehr geeignet war, sich durch Anpassung fortzuerhalten, ist sehr naheliegend. Es bildet so-

---

[1] Cope, Tertiary vertebrata. pag. 424 pl. XXV *F* fig. 2 u. 3 u. pl. LVII *f* fig. 11, 12.

[2] Ibid. pag. 695 pl. XXV *e* fig. 9 10.

[3] 100th Meridian. pag. 252 pl. 66 fig. 18 und Tertiary Vertebrata. pag. 493 pl. 25 *f*, *g*.

[4] Annales del Museo publico de Buenos Aires 1864. pag. 32 pl. I—II.

nach Meniscotherium gewissermaßen ein Gegenstück zu jenen ausgestorbenen Artiodactylen, welche Kowalevski mit Recht als »inadaptiv reducirte« Formen bezeichnet hat. Dass ähnliche Verhältnisse auch bei dem Perissodactylen-Stamme Platz gegriffen haben, ist sehr wahrscheinlich. Ich komme noch kurz hierauf zu sprechen.

Mit Meniscotherium ist das Hyracodontherium Filhol's[1] aus dem Quercy sehr nahe verwandt, obwohl es von seinem Autor mit Anoplotherium in Beziehung gebracht wird. Der Vorläufer des Meniscotherium ist allenfalls in Ectocion zu suchen.

Die Gattung Macrauchenia hat mit gewissen Perissodactylen die Zahl und auch die Struktur der Zähne gemein; auch viele Knochen des Skelettes sind solchen von Unpaarhufern nicht unähnlich, insbesondere die Metacarpalien und Metatarsalien so wie der Astragalus. Zugleich weist jedoch Macrauchenia noch viele alterthümliche Merkmale auf, so die Anwesenheit eines Epicondylarforamens am Humerus und die Trennung des Cuboideum vom Astragalus. Endlich zeigen auch die Carpalien noch die reihenweise Anordnung. In diesen letzten Punkten ergeben sich Beziehungen zu Hyrax. Außerdem artikulirt auch die Fibula mit dem Calcaneus, was sonst unter den Hufthieren nur bei den Artiodactylen vorkommt. Fasst man alle diese Merkmale zusammen, so kann man sich wohl kaum dazu entschließen, Macrauchenia den Perissodactylen beizuzählen. Ich betrachte vielmehr diese Gattung als den Überrest einer längst ausgestorbenen, aber keineswegs formenreichen Gruppe, die von den Condylarthra ihren Ausgang genommen hat, und aus welcher sich dann durch rasche Differenzirung und theilweise Modernisirung einige etwas erhaltungsfähigere Glieder gebildet haben, während die übrigen schon frühzeitig vom Schauplatz verschwunden sind.

Die Rhinoceridae.

Die Backzähne des Oberkiefers sind dadurch charakterisirt, dass die Außenwand eine sehr dicke Mauer darstellt, die an oder vor dem ersten Querjoche einen thurmartigen Vorsprung aufweist. Die Joche selbst sind wenig gebogen und mit der Außenwand sehr innig verbunden. Die Joche der unteren Backzähne sind in ihrer Mitte rechtwinklig abgeknickt: die vordere Hälfte bildet die Außenseite der Krone, die

[1] Ann. sc. geol. T. VIII. 1877. pag. 153 pl. 13 fig. 283, 284.

hintere erscheint als das eigentliche Querjoch. Charakteristisch ist für alle Rhinoceriden das Fehlen des dritten Lobus am unteren M_3, wesshalb auch die Hinterhälfte des oberen M_3 entsprechend reducirt — oder richtiger — unentwickelt erscheint. Es kommen in dieser Hinsicht die Rinoceriden dem ursprünglichen Zustande näher als die meisten der übrigen Perissodactylen.

Als der älteste Repräsentant dieses Stammes erweist sich die Gattung Hyrachyus[1]. Die Zahnformel ist hier $\frac{3}{3}$ I $\frac{1}{1}$ C $\frac{4}{4}$ Pr $\frac{3}{3}$ M. Incisiven und Caninen sind sehr wohl entwickelt und ähneln denen von Palaeotherium. Der Pr_4 ist sehr klein und steht abseits von seinem Nachbarn. Alle Pr sind einfacher gebaut als die Molaren. Bei vielen Hyrachyus-Arten sind die Zähne noch sehr plump und zeigen damit ihre Herkunft von dem Bunodontentypus. Der Vorderfuß hat vier vollständige Zehen. Einige Arten von Hyrachyus zeigen schon die beginnende Komplikation der Pr. Eine von Marsh als selbständige Gattung abgezweigte Form ist Colonoceras[2], bei welchem bereits Hornzapfen vorhanden sind.

Triplopus[3] ist geologisch jünger. Die Zähne sind hier echt lophodont, die Joche sehr schmal. Auch der Vorderfuß hat nur mehr drei Zehen.

Die Metacarpalien und Metatarsalien beider Gattungen sind sehr schlank und verhältnismäßig lang. Es kann daher Triplopus unmöglich der Ahne der relativ kurzzehigen eigentlichen Rhinoceriden sein, in so fern relativ beträchtliche Höhe der Extremitäten stets ein Merkmal für höhere Entwicklung ist. Das Gleiche gilt von den Hyrachyus, deren Skelet genauer bekannt ist; dagegen wäre es allenfalls möglich, dass die eine oder andere auf Zähne basirte Art wirklich in die Formenreihe der echten Rhinoceriden-Reihe gehöre, wie denn überhaupt die Frage, ob alle als Hyrachyus bestimmten Formen wirklich auch in einer Gattung zu vereinigen seien, sehr viele Berechtigung hat. So viel ist jedoch sicher, dass der typische von Cope beschriebene Hyrachyus schon eine Nebenform der Rhinoceridae darstellt, und zugleich allenfalls auch den Stammvater von Triplopus. Hyrachyus und Triplopus sind auf Nordamerika beschränkt.

[1] Leidy, Western Territories. pag. 16 pl. 2, 4, 6, 20, 26, 27 div. Fig. Cope, Tertiary Mammalia. pag. 657 pl. 23 *a*, 26, 52—55 *a*, 58.

[2] Colonoceras. Marsh, Introduction. pag. 33. Sehr unvollständig bekannt. Auf keinen Fall berechtigt die Anwesenheit von Hornzapfen zur Aufstellung eines selbständigen Genus.

[3] Cope, Tertiary Vertebrata. pag. 678 pl. 55 *a*, 56 *a*, 55, 58 *a*.

Wahrscheinlich schließt sich hieran: Hyracodon Leidy[1], mit noch drei Incisiven in jedem Kiefer. Die hinteren Pr gleichen bereits echten M. Im Oberkiefer ist noch der vierte Pr erhalten. Im Schädelbau bestehen nach Cope sehr wesentliche Differenzen gegenüber Rhinoceros. Auch die Vorderextremität hat nur mehr drei vollständige Zehen. Das ganze Skelet ist nach Osborn sehr schlank und erinnert das Thier, namentlich wegen des langen Halses, eher an Pferd als an Rhinoceros. Nachkommen dürfte diese Form kaum hinterlassen haben. Sie ist auf das Untermiocän Nordamerikas beschränkt. Auf die Verwandtschaft dieses Thieres mit Hyrachyus hat besonders Osborn aufmerksam gemacht.

Der erste Vertreter des echten Rhinoceros-Stammes ist Orthocynodon Osborn[2]. Caninen und Incisiven sind nicht bloß vollzählig, sondern auch sehr kräftig entwickelt, ganz wie bei den Condylarthren. Der Canin steht nahezu senkrecht. Die Zahl der Pr beträgt vier in jedem Kiefer, der vorderste ist indessen nicht mehr isolirt, sondern an den folgenden angeschlossen. Die Pr haben insgesammt viel einfachere Struktur als die M. Diese letzteren sind schon ganz nach dem Rhinoceros-Typus gebaut, nur etwas einfacher. Der Schädel hat noch einen sehr indifferenten Bau und unterscheidet sich von Rhinoceros vor Allem durch die Anwesenheit eines sehr kräftigen Postglenoid-Processes. Diese Gattung findet sich im Mitteleocän. Hornzapfen fehlen noch gänzlich.

Sehr ähnlich ist die Gattung Amynodon Marsh[3]. Sie unterscheidet sich eigentlich nur durch die schräge, normale Stellung des Canin und durch das Fehlen eines Incisiven beim erwachsenen Thiere. Der vorderste Pr steht noch isolirt. Der Vorderfuß hat vier vollständige Zehen. Wahrscheinlich war dies auch der Fall bei Orthocynodon.

Diceratherium[4] hat nur mehr $\frac{2}{1}$ I und $\frac{0}{1}$ C. Die Hornzapfen stehen nicht hinter, sondern neben einander. Diese Gattung treffen wir im Miocän.

Aphelops[5] $\frac{2}{1}$ oder $\frac{1}{1}$ I $\frac{0}{1}$ C. Horn fehlt. Der vierte Pr nur im

[1] Leidy, Ancient Fauna. pag. 81 pl. 14, 15.
[2] Osborn, Contributions from the Museum of Princeton College 3 I. pag. 4 pl. V.
[3] Marsh, Introduction. pag. 33.
[4] Marsh, Introduction. pag. 33.
[5] Cope, American Naturalist 1879. pag. 771.

Oberkiefer erhalten. Die Krone der Backzähne ist bereits auffallend hoch und gleichen die Pr den M vollständig, mit Ausnahme des vordersten. Pliocän.

Alle diese Genera sind auf Nordamerika beschränkt. In Europa traten ebenfalls schon sehr früh Rhinoceriden auf. Der älteste ist wohl Cadurcotherium[1] in den Phosphoriten des Quercy. Die Zähne sind ganz auffallend komprimirt; die Pr haben einen viel einfacheren Bau als die M. Das Skelet so wie die Incisiven und Caninen sind nicht bekannt. Wahrscheinlich haben wir es hier mit einem Ausläufer des Hauptstammes zu thun.

Das nun folgende Genus Acerotherium umfasst so mannigfache Formen, dass es wohl noch weiter zerlegt werden muss. So hat das Ronzotherium[2] unten nur drei Pr, die aber noch sämmtlich einfacher gebaut sind als die M, während das geologisch jüngere Acerotherium Croizeti[3] noch vier Pr besitzt; von diesen hat jedoch der hinterste schon vollständig die Form eines M angenommen: nur im Oberkiefer haben die Pr noch den einfacheren Bau bewahrt. Die Zehenzahl am Vorderfuße scheint durchgehends vier zu sein, jedoch ist die vierte Zehe (Mc V) sehr kurz. Die Metapodien sind verhältnismäßig schlank. Acerotherium soll auch in Amerika vorkommen.

Von den Rhinoceros-Arten des europäischen Miocäns und Pliocäns, so wie von den indischen Formen und den fossilen und lebenden des Quartärs glaube ich absehen zu können. Es genüge hier darauf hinzuweisen, dass die Pr fast sämmtlich den Bau von M angenommen haben und höchstens noch im Oberkiefer der Pr_4 erhalten ist. Die I und C haben eine immer weiter gehende Reduktion erlitten und giebt es sogar Formen ohne I und C. Die Zahl der Zehen ist auch am Vorderfuße nur mehr drei. Der Übergang vom vierzehigen Acerotherium zum dreizehigen Rhinoceros wird durch Rh. tetradactylus Blainville vermittelt, bei welchem Mc V zwar noch die volle Phalangenzahl trägt, bereits an Länge und Dicke aber auffallend abgenommen hat. Ich acceptire für die recenten und pliocänen Formen die Cope'schen[4] Gattungsnamen, bin jedoch nicht sicher, ob zu Ceratorhinus auch noch Rhinoceros Schleiermacheri gestellt werden darf. Bei dem beiliegenden Stammbaume habe ich

[1] P. Gervais, Pal. et Zool. générales II. pag. 38 pl. IX.
[2] Filhol, Ann. sc. géol. 1882. T. 12. pag. 75 pl. 12—14.
[3] Filhol, Ann. sc. géol. 1880, 1881. T. 11. pag. 1 pl. 3.
[4] American Naturalist. 1879. pag. 771.

möglichst darauf Rücksicht genommen, die allmähliche Reduktion der I und C zum Ausdruck zu bringen.

Eine sehr interessante Form ist das diluviale Elasmotherium[1]. Die Pr sind nur an der Größe von M zu unterscheiden. Alle Backzähne haben prismatischen Bau. Es zeigt dies, dass auch die Rhinoceridae an und für sich dieser Modernisirung fähig gewesen wären; da aber die überwiegende Mehrzahl derselben sich seit ihrem ersten Auftreten so konservativ erhalten hat, ist nicht wohl anzunehmen, dass dieselben in nächster Zeit sich dieser Umgestaltung unterziehen würden, es ist vielmehr das baldige Erlöschen des ganzen Stammes zu erwarten.

Die ganze Modernisirung beschränkt sich bei demselben auf die Komplikation der Pr, wofür jedoch die Zahl derselben abnimmt. Die Incisiven und Caninen verschwinden zuletzt fast gänzlich; eine einzige Form hat es zur Bildung prismatischer Zähne gebracht. Einzehigkeit ist nirgends bekannt, die Modernisirung der Extremitäten äußert sich nur in dem allmählichen Verluste der vierten Zehe am Vorderfuße und in manchen Fällen durch Schlankerwerden der Hand und des Fußes, z. B. Triplopus.

Die ältesten Vertreter der Rhinoceriden waren jedenfalls in Amerika einheimisch. Hyrachyus und Triplopus gelangten anscheinend niemals nach Europa. Amynodon und Cadurcotherium treten ungefähr gleichzeitig auf, das eine Genus in Amerika, das andere in Europa. Der letztere hat wohl gar keine Nachkommen hinterlassen, es sind vielmehr wahrscheinlich alle jüngeren Glieder des Rhinoceriden-Stammes von Amynodon abzuleiten. Das nächste Glied ist Acerotherium, von welchem wohl die meisten altweltlichen Formen ausgehen. Die amerikanische Linie zieht sich von Amynodon nach Diceratherium und Aphelops; das letztere existirt möglicherweise, wie Cope glaubt, noch auf den indischen Inseln. Von den älteren Aphelops stammt vielleicht das Elasmotherium ab, wenigstens ist auch bei diesem Aphelops die Zahnkrone schon sehr hoch geworden. Sollte Aphelops wirklich mit Elasmotherium in näherem Zusammenhange stehen, so wäre eine zweimalige Wanderung amerikanischer Typen nach der alten Welt anzunehmen, von denen die eine schon zur Eocän- oder Oligocänzeit erfolgte, während die andere erst während des Pliocäns stattgefunden hätte.

[1] Brandt, Synopsis Rhinocérotidum. pag. 65 mit Tafel.

Die Tapiriden.

Die Tapiridae haben im Ganzen den alterthümlichsten Zahnbau unter allen Perissodactylen, denn ihre Zähne zeichnen sich durch die Dicke der Joche und der Höcker — im Oberkiefer — aus, so dass abgesehen von der reihenweisen Anordnung und theilweisen Verschmelzung der ursprünglichen Tuberkel der Zahn noch viel von der bunodonten Urform bewahrt hat. Die unteren Backzähne zeigen nur die hintere Hälfte der Joche deutlich, die Vorderhälfte ist sehr niedrig und überhaupt oft nahezu völlig verdeckt. Die Joche der oberen Backzähne sind noch weniger gekrümmt als bei dem Stamme der Rhinoceriden. Am Ursprunge jedes dieser Joche erscheint die Außenwand wulstig ausgebaucht, ein Zeichen, dass dieselbe gleich den Jochen nur eine Umbildung der ehemaligen Tuberkel darstellt. Auch in dieser Beziehung kommen die Tapiriden den alten Stammformen der Unpaarhufer näher als die Rhinoceriden.

In Europa beginnt diese Familie mit der Gattung Lophiodon, dieselbe erscheint indessen bereits einigermaßen modernisirt, in so fern der Pr_4 in beiden Kiefern verschwunden ist; auch die Zehenzahl beträgt vermuthlich nur noch drei. Sehr primitiv ist dagegen noch die Form der I und C, die eher einem Carnivoren als einem Hufthier anzugehören scheinen. Der dritte M des Unterkiefers hat einen dritten Lobus. Lophiodon ist ohne Hinterlassung von Nachkommen ausgestorben, denn alle späteren Formen, die man etwa auf diese Gattung zurückführen könnte, haben noch einen vierten Pr und überdies noch eine vierte Zehe am Vorderfuße. Formen mit größerer Zahn- oder Zehenzahl können aber niemals Abkömmlinge von reducirten sein, da zwar im Laufe der phylogenetischen Entwicklung die Zahl der Organe abnehmen, niemals aber größer werden kann.

Als den Stammvater der Tapire haben wir wahrscheinlich den Helaletes Marsh[1] — Systemodon Cope, Desmatotherium Scott — zu betrachten mit 4 Pr in jedem Kiefer. Pr_4 ist isolirt. Pr_1 hat im Unterkiefer die ungefähre Struktur eines M_1 angenommen. Der untere M_3 hat 3 Loben. Der obere Pr ist noch sehr einfach gebaut. Das Skelet ist echt tapirartig; die Zahl der Ze-

[1] Marsh, Introduction. pag. 31. Cope, Tertiary Vertebrata. pag. 618 pl. LVI fig. 1—5. Scott, Contributions from the Museum of Princeton College. Bulletin 3. IV. pag. 46 pl. VIII.

hen am Vorderfuße beträgt wahrscheinlich vier. Die Zähne gleichen denen vom Tapir, sind echt tapirartig aber vollständig glatt und noch sehr massiv.

Heptodon Cope[1] hat zwar noch sehr einfache untere Pr, und ist sogar noch der zweite derselben — von vorn gezählt — isolirt, doch ist bereits der untere Pr_4 verschwunden. Am unteren M_3 befindet sich ein kleiner dritter Lobus.

In diese Nähe gehört auch wohl der Pachynolophus singularis Cope (siehe pag. 18). Es ist ein zweifelloser Tapiride. Fraglicher ist dies bei den von P. Gervais beschriebenen Formen, wie ich oben erwähnt habe. Sie stellen möglicherweise den Überrest einer Gruppe dar, aus der die Hyracotheriiden einerseits und die Tapiriden anderseits ihren Ursprung genommen haben, doch lässt sich bei unseren dürftigen Kenntnissen nichts Sicheres ermitteln. Protapirus[2] aus den Phosphoriten des Quercy erweist sich als echte Mittelform zwischen Helaletes und Tapirus. Mit dem ersteren hat er noch den einfachen Bau der Pr gemein, mit dem letzteren stimmt die Beschaffenheit der M, indem dieselben nicht mehr die dicken wulstigen Joche von Helaletes, sondern die schlankeren Kämme von Tapirus zeigen. Die Zehenzahl ist nicht bekannt, doch wahrscheinlich gleich der von Tapirus. Die Zähne selbst haben gerundeten Querschnitt. Abgesehen von diesem Merkmale steht diesem Protapirus der Tapirus helveticus H. v. Meyer aus Eggingen[3] — Untermiocän — sehr nahe, dessen Pr anscheinend sämmtlich noch einfacher gebaut sind als die Molaren. Der obermiocäne Tapirus helveticus von Kaepfnach nähert sich in dieser Beziehung schon den echten Tapiren, doch dürften wohl die vorderen Pr auch noch wesentlich einfacher gewesen sein. Selbst bei Tapirus priscus hat der Pr_3 des Oberkiefers noch nicht die Gestalt eines M erreicht. Es wären sonach eigentlich alle tertiären europäischen Tapire vom Genus Tapirus zu trennen, denn erst hier haben alle Pr mit Ausnahme des vordersten in jedem Kiefer wirklich die Form von M.

Die Zehenzahl war aller Wahrscheinlichkeit nach bei allen erwähnten Formen am Vorderfuße vier; der untere M_3 besaß bei keiner derselben einen dritten Lobus.

---

[1] Cope, Tert. Vertebr. pag. 653 pl. LVI fig. 6, pl. LVIII *b* fig. 4—6 u. LVIII. In diese Nähe gehört wohl der Dilophodon Scott, Bulletin. pag. 51 pl. VIII fig. 3.

[2] Filhol, Ann. sc. geol. T. VIII. 1876. pag. 131 pl. 7.

[3] Palaeontographica Bd. XV. pag. 119 Taf. 27, 28 div. Fig.

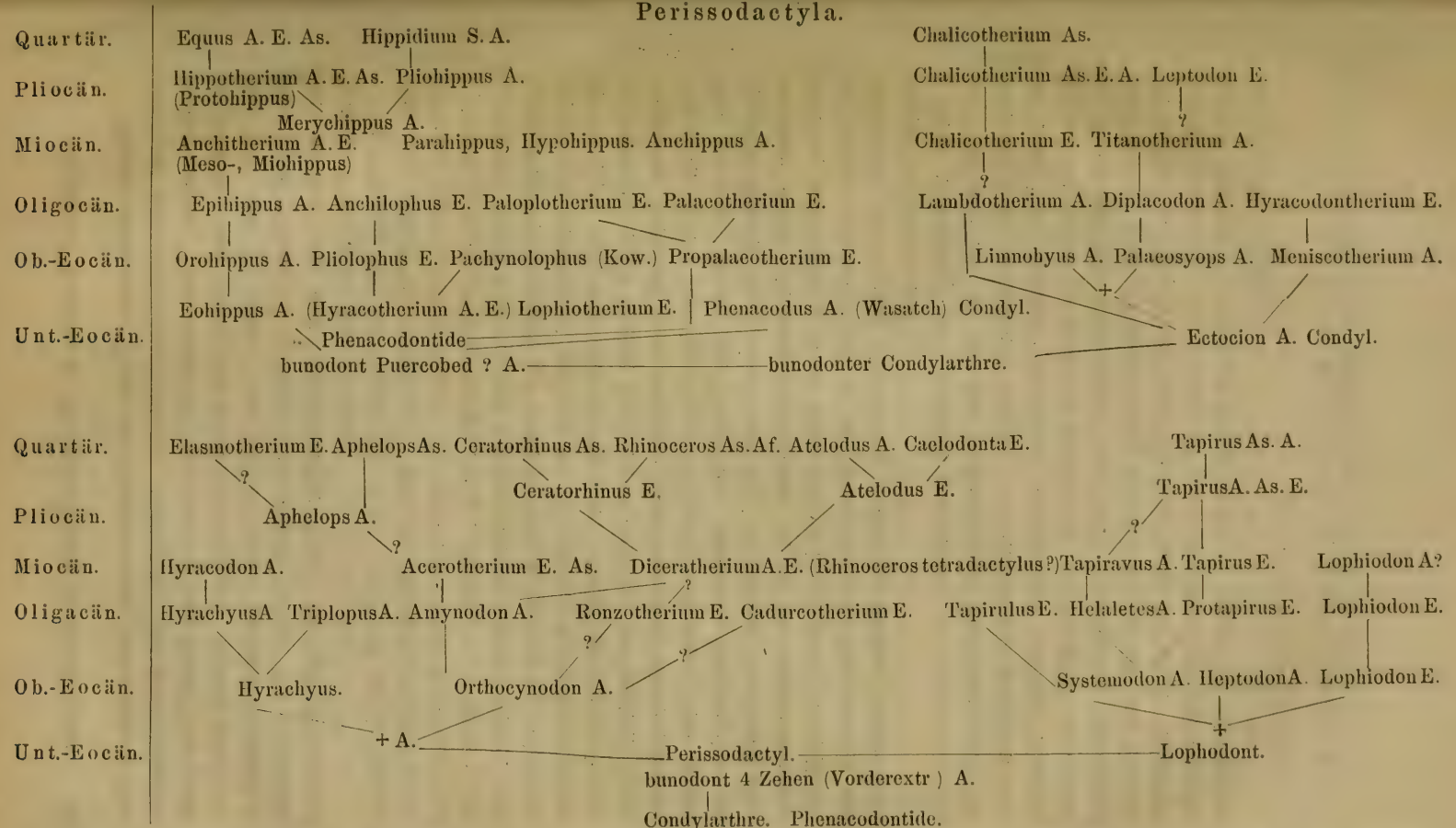
Einen aberranten Typus des Tapirstammes sehen wir in Tapirulus[1] aus dem Eocän Europas. Die Joche sind hier ungemein zierlich gebaut. Der untere M_3 hat einen dritten Lobus, der vierte Pr, allerdings nur durch eine Alveole angedeutet, scheint sehr einfach und vom Pr_3 durch eine kleine Lücke getrennt gewesen zu sein. Die übrigen Pr glichen wohl bereits echten M. Jedenfalls war es eine sehr weit vorgeschrittene Form, die sich nicht weiter entwickelt hat (siehe den Anhang).

Im Ganzen ist der Stamm der Tapiriden bis in die Gegenwart sehr konservativ geblieben. Mit den Rhinoceriden ist er zweifellos sehr nahe verwandt, es ließe sich schon Systemodon als Mittelglied zwischen beiden Familien auffassen, doch ist es wahrscheinlicher, dass noch weitere Zwischenformen existirt haben. Bei diesen fehlte vermuthlich der dritte Lobus am unteren M_3, die Joche waren noch undeutlicher und bloß durch Tuberkel markirt und hatten alle Pr noch eine sehr einfache Struktur. Vielleicht war auch noch das Rudiment einer fünften Zehe am Vorderfuße vorhanden. Diese freilich bis jetzt noch nicht entdeckte Form wäre dann wieder auf einen Condylarthren zurückzuführen, vielleicht auf einen der älteren Phenacodus. Auch die Tapiriden stammen ursprünglich aus Amerika, kamen jedoch schon während der älteren Tertiärzeit nach der alten Welt. Die südamerikanischen Tapire der Gegenwart sind wohl von nordamerikanischen Stammeltern herzuleiten. Nach Marsh und Leidy soll Lophiodon zur Miocän-Zeit in Nordamerika existirt haben, doch sind diese wenig bekannten Formen sicher keine echten Lophiodons.

Die Verbreitung der einzelnen wichtigeren Perissodactylen nach Ort und Zeit, so wie die Verwandtschaft derselben unter einander zeigt die beiliegende Tabelle. Bei Abfassung derselben wurden nicht bloß einzelne Charaktere, sondern alle von den einzelnen Genera bekannten Merkmale in Gebiss und Extremitäten berücksichtigt. Besonderes Gewicht legte ich außer auf die geologische Reihenfolge auch darauf, dass die Entwicklung des Gebisses genau dem Gesetze der Reduktion entpräche, dass Caninen und Incisiven allmählich schwächer wurden, und zuletzt oft ganz ausblieben, gleich dem vordersten Prämolaren, während die hinteren Pr allmählich die Gestalt von Molaren annahmen.

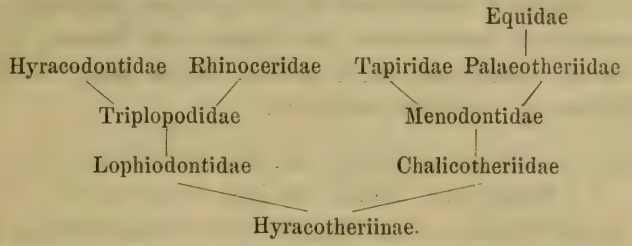
---

[1] P. Gervais, Zool. et Pal. fr. pag. 173 pl. 34 fig. 3. Filhol, Ann. sc. geol. T. VIII. 1876. pag. 135 pl. 20 fig. 341.



NB. In dieser und allen anderen Stammestabellen sind die Schichten unter dem Pariser Gips und dem Diplacodonbed als Obereocän, das Suessonien und Puercobed als Untereocän angenommen. + bedeutet: »noch nicht bekannte Zwischenform«.
A. = Amerika. S. A. = Süd-Amerika, As. = Asien, Af. = Afrika; E. = Europa.

Mit dem von Cope (Tertiary Vertebrata pag. 617) aufgestellten Schema für die Verwandtschaft der Perissodactylen-Familien steht die vorliegende Tabelle in gar manchem Widerspruch. Nach Cope ist der Zusammenhang folgender:



Auf den ersten Blick zeigt sich hier schon, dass Cope auf die geologische Reihenfolge sehr wenig Rücksicht genommen hat; es erscheinen die Palaeotheriidae als Nachkommen der Chalicotheridae und als Vorläufer der Equidae. Diese letzteren sind aber sicher die direkten Abkömmlinge der Hyracotheriinae. Die Chalicotheriiden, zu denen auch die Menodontidae gehören, sind außerdem ein gesonderter Zweig der Perissodactylen: sie haben mit den Palaeotheriiden wohl nur den condylarthren Stammvater gemein. Die Tapiriden haben, abgesehen von der Zahn- und Zehenzahl mit den echten Hyracotheriinae gar kein gemeinsames Merkmal aufzuweisen. Sie gehören vielmehr in die nächste Nähe der Lophiodontidae. Die Rhinoceridae können unmöglich von den Lophiodontidae abstammen, denn diese haben auch am Vorderfuße bereits nur noch drei Zehen, und ist auch schon der vierte Pr in beiden Kiefern verloren gegangen.

Wäre die Annahme Cope's richtig, so hätten sich bei den Nachkommen Organe wieder regenerirt, die bei den Vorfahren schon verschwunden waren, was aber aller Erfahrung zuwiderläuft. Dass Triplopus mit den Rhinoceridae nur entfernt verwandt, nicht aber der Stammvater derselben sein kann, geht daraus hervor, dass seine Metapodien relativ viel länger und schlanker sind, als bei seinen angeblichen Abkömmlingen, den Rhinoceriden: lange schlanke Metapodien gehören stets nur höher entwickelten Thieren an. Triplopus ist zweifellos eine bald erlöschende Seitenlinie: der Stammvater der Rhinoceridae ist vielmehr Orthocynodon.

Die Berechtigung seiner der zahlreichen schlecht begründeten Perissodactylen-Familien zu verfechten, wird Cope nach den obigen Auseinandersetzungen wohl kaum mehr gewillt sein.

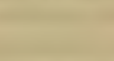
Unter den Perissodactylen findet sich wie die Tabelle zeigt, eine beträchtliche Anzahl von Formen, die gänzlich ausgestorben sind. Für die Artiodactylen sucht Kowalevski — und zwar mit vieler Berechtigung — die Ursache einer solchen völligen Vernichtung einzelner Formenkreise in der geringen Anpassungsfähigkeit der Extremitäten, insbesondere des Carpus und Tarsus, die mit der Reduktion der Seitenzehen nicht Schritt halten kann; er bezeichnet solche Typen als »inadaptiv-reducirt«.

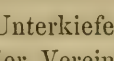
Anders verhält es sich indess mit den eigentlichen Perissodactylen. Wir finden hier keinen einzigen Formenkreis, dessen Aussterben in der fehlenden Adaptionsfähigkeit der Extremitäten begründet wäre, dagegen dürften wir in Meniscotherium — nach Cope ein Condylarthre — und in Macrauchenia Analoga für die inadaptiv reducirten Paarhufer zu suchen haben, in so fern zwar ihr Gebiss bedeutende Fortschritte aufzuweisen hat, ihre Extremitäten jedoch auf einem niedrigeren Entwicklungsstadium geblieben sind. Dass sich der ähnlich organisirte Hyrax bis in die Gegenwart erhalten konnte, verdankt derselbe seiner eigenthümlichen Lebensweise, welche vielfach an die der Nager erinnert, und große Beweglichkeit der einzelnen Zehen oder richtiger Finger erfordert.

Bei der im Allgemeinen so außerordentlich übereinstimmenden Beschaffenheit der Perissodactylen-Extremitäten dürfte die Ursache des völligen Aussterbens mancher Formen, z. B. Paloplotherium, Lophiodon und Chalicotherium anders wo liegen und zwar höchst wahrscheinlich in der geringen Adaptionsfähigkeit oder noch eher in der allzu früh eingetretenen Reduktion des Gebisses. Fast hat es den Anschein, als ob unter den Perissodactylen diejenigen Formen die größere Aussicht auf lange Erhaltungsfähigkeit besäßen, welche die ursprüngliche Zahl der Zähne am längsten bewahrt haben, und bei welcher das endliche Verschwinden des Pr_4 und der Caninen mit einer entsprechenden Verstärkung der einzelnen übrig bleibenden Prämolaren Hand in Hand geht. Diese verschwindenden vierten Pr so wie die Caninen geben das Material ab zur Vergrößerung der Prämolaren, wodurch eben die für die Zerkleinerung des Futters so wichtige räumliche Ausdehnung der Kaufläche erzielt wird. Bei den Artiodactylen ist eine solche Vergrößerung der Kaufläche von vorn herein nicht so nothwendig, in so fern die Zähne an und für sich viel inniger in einander greifen.

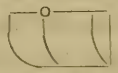
Die Systematik der Perissodactylen dürfte sich am naturgemäßesten in folgender Weise zum Ausdruck bringen lassen.

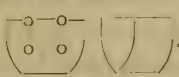
I. Selenolophodonten: Joche im Unterkiefer halbkreisförmig gebogen, im Oberkiefer ebenfalls stark gekrümmt, zum Theil sogar noch in Tuberkel aufgelöst und stets scharf von der Außenwand abgesetzt.

a. Hyracotheriidae oder Equidae: Unterkieferzähne entwickeln auf der Innenseite an der Stelle, an welcher beide Joche zusammenstoßen, einen Doppelhöcker — *aa'* RÜTIMEYER — ⌣⌣, obere Backzähne haben zwei große Innentuberkel  .

b. Chalicotheriidae. Unterkieferzähne ohne den doppelten Innenhöcker an der Vereinigungsstelle der beiden Joche ⌣⌣. Molaren des Oberkiefers mit nur einem großen Innentuberkel  . Joche selbst sehr schwach.

II. Ortholophodonten: Joche im Unterkiefer nahezu rechtwinklig gebogen, im Oberkiefer fast geradlinig und mit Außenwand sehr innig verbunden.

a. Rhinoceridae: Die primären Höcker in schmale hohe Joche umgewandelt. Im Unterkiefer beide Hälften jedes Joches deutlich erkennbar  .

b. Tapiridae: Die ursprünglichen Tuberkel noch kenntlich  . Im Unterkiefer die Vorderhälfte jedes Joches nahezu verwischt.

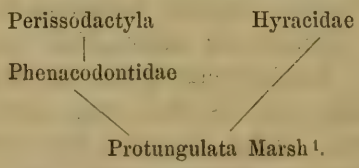
Die Hyracoidea COPE's — bloß die Gattungen Hyrax und Dendrohyrax umfassend, können auf keinen Fall von den Condylarthren abgeleitet werden; ihre Abzweigung von den übrigen Hufthieren muss zu einer Zeit erfolgt sein, als die Condylarthren noch nicht als solche existirt hatten. Diese Annahme basirt darauf, dass die Hyracoidea noch Merkmale besitzen, welche den Condylarthra abgehen, so dass diese also bereits als modernisirte Formen erscheinen im Vergleich zu den ersteren. Als solche Charaktere betrachte ich vor Allem die Anwesenheit eines Centrale im Carpus, das hier noch deutlich erkennbar ist, wie dies BAUR[1] gezeigt hat. Ferner artikulirt der

[1] Morphol. Jahrb. 1884. pag. 456.

Astragalus mit der Fibula, bei den Condylartha nur mit dem Calcaneus und der Tibia. Auch ist die proximale Facette noch ganz flach. Die Zahl der Dorsalwirbel und Lumbarwirbel ist noch sehr hoch — 20 beziehungsweise 8 —, bei den Condylarthra allerdings nur von Phenacodus bekannt — 14 beziehungsweise 6 —. Der bei den letzteren auftretende dritte Femurtrochanter fehlt noch vollständig. Das Sternum hat noch eine sehr primitive Organisation, eben so haben die Endphalangen noch sehr wenig differenzirte Gestalt. Mit den Condylarthra haben die Hyracoidea die flache distale Facette des Astragalus, so wie die reihenweise Anordnung der Carpalien und Tarsalien gemein; Fibula und Ulna sind ebenfalls noch nicht reducirt, doch kommt diese Organisation auch noch den älteren Paarhufern und Unpaarhufern zu.

Die Modernisirung besteht in dem Verlust der vierten Prämolaren — bei H. arboreus indess noch erhalten — in der Umgestaltung der Backzähne nach dem Perissodactylen-Typus, in der Komplikation der Pr, die ganz die Struktur der Molaren angenommen haben, in der Reduktion der Zehen — vorn vier, hinten drei —; eine gewisse Ähnlichkeit mit manchen Perissodactylen — Rhinoceros, Tapirus — erlangt Hyrax auch in so fern, als auch bei ihm die senkrecht zum Unterkieferrande stehenden Verstärkungsleisten auftreten. Ganz besonders bemerkenswerth ist auch das Fehlen der Caninen und die Umgestaltung der wenigen übriggebliebenen Incisiven zu einem dem Nagezahne der Rodentia ähnlichen Gebilde. Diese Modifikation ist zweifellos bedingt durch die Lebensweise der Hyraciden.

Das Verhältnis der Hyracoidea zu den Condylarthra und Perissodactyla lässt sich durch folgendes Schema ausdrücken:



Die Artiodactylen.

Die zwischen den Paarhufern und Condylarthra bestehende Lücke ist anscheinend viel größer, als die zwischen diesen

[1] Dinocerata. pag. 173.

letzteren und den Unpaarhufern. Immerhin bestehen aber auch zwischen den Paarhufern und den Condylarthra so vielfache Beziehungen, dass eine Besprechung dieser Verhältnisse ganz am Platze sein dürfte.

Von den beiden Hauptgruppen der Condylarthra — die dritte hat keine Berechtigung — habe ich die eine — die Phenacodontidae — als die Vorfahren der Perissodactylen bezeichnet, es bleibt demnach für die etwaige Herkunft der Artiodactylen von den Condylarthra nur noch die zweite Gruppe, die der Periptychiden übrig. Leider ist das Skelet bei diesen nur ziemlich unvollständig und nur von der einzigen Gattung Periptychus[1] bekannt, deren nähere Verwandtschaft zu den Artiodactylen noch dazu sehr fraglich ist, denn Periptychus stellt nach Cope einen ganz eigenthümlich differenzirten Typus dar. Solche für eine ganz bestimmte Lebensweise organisirten Formen haben sich aber niemals auf die Dauer erhalten, sondern sind ohne Hinterlassung von Nachkommen vom Schauplatz verschwunden. Die Zahnzahl ist hier gleich derjenigen bei den älteren Artiodactylen. Die Prämolaren, Caninen und Incisiven sind noch sehr einfach aber kräftig, die M des Oberkiefer haben quadratischen Querschnitt. Sie bestehen aus zwei großen Außentuberkeln, einem großen Innentuberkel und verschiedenen Zwischenhöckern; die M des Unterkiefers haben je zwei Außen- und je zwei Innenhöcker. Im Ganzen entfernt sich das Gebiss doch ziemlich bedeutend von dem der Artiodactylen, selbst der bunodonten, nur die Gattungen Leptochoerus Leidy[2] und Archaeotherium Leidy[3] aus dem amerikanischen Miocän können bei einem näheren Vergleiche in Betracht kommen, in so fern auch bei diesen der unpaare fünfte Tuberkel das Querthal sperrt. Von einer Art von Periptychus ist auch das Milchgebiss bekannt. In dieser Beziehung nähert sich diese Gattung ungemein den Paarhufern. Wie bei diesen ist auch hier der obere D_2 sehr komplicirt, dreiseitig, aus drei Haupttuberkeln gebildet. Der letzte D hat nahezu vollständig die Struktur eines Molaren[4]. Diese Ähnlichkeit in der Zusammensetzung

[1] Nach Cope (American Naturalist 1884. pag. 801) hatte derselbe bezüglich seiner hohen plantigraden Extremitäten Ähnlichkeit mit einem Bären, in Hinsicht auf die Kürze des Halses mit einem Elefanten. Cope, Tertiary Vertebrata. pag. 385 pl. 23 *d*, *f*, *g*, 24 *g*, 25 *a* 67 *f*. Am. Nat. 1884. pag. 793 fig. 1, 2, 6—9.

[2] Extinct Fauna. pag. 197 pl. XXI fig. 14—19.

[3] Ancient Fauna. pag. 57 pl. VIII—X. Extinct Fauna. pag. 175 pl. XVI.

[4] Siehe Taf. VI Fig. 30.

dieser Zähne mit solchen von Artiodactylen ist in der That sehr groß und zweifellos hinsichtlich der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Artiodactylen und Periptychiden von sehr hoher Bedeutung[1].

Der Humerus war plump, Carnivoren-ähnlich, mit durchbohrtem Epicondylus medialis, dagegen hat der Femur schon ziemlich viele Ähnlichkeit mit dem gewisser Artiodactylen, z. B. Anthracotherium; der dritte Trochanter ist nur sehr schwach; Ulna und Radius, dessgleichen Tibia und Fibula waren zweifellos getrennt; der Astragalus hatte noch eine vollständig flache Distalfacette, und glich eher dem eines Bären oder gar eines Proboscidiers als dem eines Paarhufers. Die Zehenzahl betrug fünf und zwar war auch der Daumen noch vollständig entwickelt — mit Phalangen —. Metacarpale I und Metatarsale I waren noch sehr lang; die Rolle am distalen Ende der Metapodien hatte indess doch schon eine ähnliche Gestalt wie bei den Artiodactylen. Immerhin bestehen somit in Gebiss und Skelet bereits mannigfache Anklänge an die Paarhufer und wäre es selbst an und für sich nicht unmöglich, dass die verschiedenen Abweichungen in der beiderseitigen Organisation innerhalb des bedeutenden Zeitraumes, der zwischen dem Auftreten von Periptychus — Puercobed — und dem des Pantolestes — Wasatchbed — verflossen ist, hätten beseitigt werden können. Wäre Periptychus wirklich ein direkter Vorläufer eines Artiodactylenstammes, so hätten wir noch eine sehr ansehnliche Zahl von Zwischenformen aufzusuchen, bei welchen die fundamentale Differenz, die bezüglich des Astragalus zwischen Periptychus und den Paarhufern besteht, allmählich abgeschwächt und dieser Knochen zu dem charakteristischen Paarhuferastragalus verwandelt wurde. Auch müssen ziemlich viele Zwischenformen ausgestorben sein, bis die fünfte, eigentlich erste Zehe so vollständig atrophiren konnte, wie dies schon bei den ältesten fossilen Artiodactylen der Fall ist. Es fehlt diese Zehe am Hinterfuße aller Paarhufer gänzlich, am Vorderfuße hat sich noch hier und da das Trapezium erhalten. Selbst bei Embryonen ist nach Baur[2] das Metacarpale I vollständig verschwunden, nur beim Schweine ist es

---

[1] Im Texte wird diese das Milchgebiss zeigende Form Periptychus genannt — pag. 404, im Atlas »Conoryctes ditrigonus«, pl. 29 *d* fig. 2—6, dessgleichen im »American Naturalist« 1884. pag. 797 Fig. 4.

[2] Der Carpus der Paarhufer. Morphol. Jahrb. 1884. pag. 598.

noch in einem gewissen Stadium durch ein aus Vorknorpel bestehendes Gebilde repräsentirt.

Näher als Periptychus selbst, der höchstens zu gewissen bunodonten Paarhufern — etwa Leptochoerus und Archaeotherium oder allenfalls noch Anthracotherium — Bezug haben könnte, stehen die leider nur in Gebissen bekannten Gattungen Haploconus[1], Anisonchus[2] und Hemithlaeus[3], mit den breiten aber kurzen Didelphis-ähnlichen Oberkiefermolaren. Dieselben sind ganz nach dem Tuberculartypus gebaut. Die unteren sind bunodont; die einzelnen Tuberkel haben jedoch noch sehr verschiedene Höhe und nähern sich die Zähne überhaupt noch sehr dem Tuberculartypus Cope's, der Grundform der unteren Molaren. Prämolaren, Caninen und Incisiven sind noch ganz Fleischfresser-artig, nur der hinterste Oberkiefer Pr — Pr_1 — erinnert schon auffallend an den entsprechenden Zahn der älteren Artiodactylen, z. B. an den von Dichobune. Er besteht einfach aus einem dicken Außenhöcker und einem etwas schwächeren Innenhöcker. Die Oberkiefermolaren haben eine gewisse

[1] Cope, Tertiary Vertebrata. pag. 415 pl. 57 *f*, 25 *e*, *f*; American Naturalist 1884. pag. 802 fig. 11 *a*, *b*, fig. 13.

[2] Ibid. pag. 408 pl. 249, 25 *e*, *f*. American Naturalist 1884. pag. 803 fig. 12.

[3] Ibid. pag. 405 pl. 25 *f*. American Naturalist 1884. pag. 802 fig. 11 *c*.

Die Systematik der Periptychiden lässt Manches zu wünschen übrig, denn es sind zuweilen in ein und derselben Gattung sehr verschiedene Formen zusammengefasst, die recht wohl als Repräsentanten selbständiger Genera betrachtet werden könnten, so die Arten von Haploconus — lineatus und entoconus — und Anisonchus — sectorius und coniferus —. Es ist dies befremdend, da doch Cope meist ziemlich scharfe Unterschiede zu machen pflegt und seine Arten und Genera sonst so vorzüglich abgegrenzt sind.

In der Abhandlung — The Condylarthra, Am. Nat. 1884. pag. 798 — werden außerdem noch die Gattungen Zetodon, Hexodon und Ectoconus angegeben. In dem großen Werke aber wird die Stellung von Zetodon ganz unbestimmt gelassen, der Name Ectoconus ist aufgegeben und bekommen die Träger desselben die Benennung »Conoryctes«; von diesen aber wird einer, ditrigonus zu den Periptychiden, die übrigen — comma = Zetodon crassicuspis — zu den Insectivoren gestellt. Auch der zu den Creodonta gerechnete Mioclaenus — Cope, Am. Nat. 1884. pag. 349 fig. 16 — hat im Gebiss viele Anklänge an die bunodonten Paarhufer. Es zeigt dies, wie schwierig es bei diesen Formen oft ist, zu entscheiden, ob die Hufthiercharaktere das Übergewicht haben über die der Fleischfresser oder umgekehrt, spricht aber auch sehr zu Gunsten der Annahme, dass zwischen diesen beiden in der Gegenwart so scharf geschiedenen Gruppen der Säugethiere wirklich ehemals verwandtschaftliche Beziehungen bestanden haben.

Ähnlichkeit mit den Molaren von Amphicyon. Sie besitzen bei Haploconus entoconus Cope zwei Außen- und einen zuweilen getheilten Innenhöcker und außerdem noch ein starkes Basalband, das sich zu einem wirklichen Innenhöcker verstärken kann, wobei auch dann am ersten M noch ein kleiner Höcker sich ansetzt. Durch Streckung kann aus diesem eigentlich sechstuberkulären Zahne recht wohl ein Artiodactylen-Molar entstehen. Bei einem anderen Typus, Anisonchus sectorius Cope sind aber anscheinend wirklich nicht mehr als drei Höcker vorhanden, zwei auf Außenseite und einer mit denselben alternirend auf Innenseite. Am Hinterrande des letzteren entsteht nun aus einem Basalpfeiler ein neuer Tuberkel. Wenn wir die Artiodactylen von dieser Form ableiten, so müssen wir die Entstehung von zwei weiteren Zwischenhöckern annehmen, was auch an sich recht wohl möglich wäre. Es wäre selbst nicht undenkbar, dass ein Theil der Paarhufer auf diese Weise, der andere auf die ersterwähnte Weise entstanden sein könnte. Im Unterkiefer bestehen die Molaren aus zwei Außentuberkeln, die sich schon ziemlich dem Mondtypus nähern und aus drei Innentuberkeln, von denen der erste sich am Vorderrande, der zweite in Mitte des Zahnes, der letzte am Hinterrande befindet. Wir haben also ganz den ursprünglichen Typus des Ungulatenzahnes überhaupt, zwei Thäler zwischen den in der Mitte zusammenstoßenden Außenkämmen; es öffnen sich diese Thäler nach der Innenseite. Der M_3 des Unterkiefers hat bei den genannten Condylarthren bereits den dritten Lobus. Die Prämolaren, Incisiven und Caninen beider Kiefer sind auch bei vielen Artiodactylen noch ganz ähnlich wie bei den besprochenen Condylarthra. Das Skelet der Gattungen Anisonchus, Haploconus, Hemithlaeus, dieser muthmaßlichen Vorläufer der Paarhufer, ist leider nicht bekannt, doch dürfen wir ungefähr folgende Organisation annehmen: Epicondylus Humeris perforirt, Ulna und Radius, so wie Tibia und Fibula getrennt, Femur mit drittem Trochanter. Centrale Carpi fehlt bereits. Der Astragalus hat noch nicht die distale Doppelrolle und artikulirt sein distales Ende auch nur mit dem Naviculare. Das zweite und fünfte Metacarpale und Metatarsale waren etwas kürzer als das dritte und vierte, das erste noch kürzer als das fünfte. Die Endphalangen waren bereits zu Hufen umgewandelt. Im Milchgebisse war der zweite Zahn des Oberkiefers und der letzte des Unterkiefers komplicirter als ihre Nachfolger und zwar in ähnlichem Verhältnisse wie bei Conoryctes.

Einige Ähnlichkeit mit Artiodactylen — z. B. Anthraco-

therium, Choeropotamus — haben außer den genannten Gattungen auch noch die gleichfalls zu den Condylarthra gehörigen Genera Anacodon und Protogonia. Leider sind nur die Zähne, und auch diese nur zum Theil bekannt. Cope stellt sie zu den Phenacodontiden, die Zahl und Anordnung der Tuberkel erinnert jedoch fast eher an die beiden genannten Paarhufer.

Eine Form von ziemlich zweifelhafter Stellung ist Achaenodon Cope[1], von diesem Forscher in einer seiner neuesten Publikationen zu den Insectivoren oder Lemuriden, von Osborn[2] aber zu den Suiden gerechnet. Es ist diese Gattung vielleicht identisch mit dem Parahyus Marsh[3] und findet sich im Eocän von Nordamerika. Der Schädel zeigt allerdings Carnivoren-Merkmale, namentlich die Art der Einlenkung des Unterkiefers, und auch im Zahnbau weicht Achaenodon ziemlich von den bunodonten Artiodactylen ab — hinsichtlich der Beschaffenheit des oberen Pr_1 —, dagegen besitzt dieses Thier einen dritten Lobus am unteren M_3, der sonst komplicirter ist als seine Vorgänger, was bei Fleischfressern niemals vorkommt; auch sonst ist die Struktur der Zähne ganz die der Suiden. Ich rechne daher mit Osborn den Achaenodon zu den Artiodactylen oder doch wenigstens zu den Condylarthra. Ob dieses Thier indessen für die Formenreihe der Paarhufer von größerer Bedeutung ist, bleibt sehr fraglich; die Zahl der Prämolaren war anscheinend kaum mehr $\frac{4}{4}$. Da aber bei den älteren Artiodactylen dieses Zahlenverhältnis durchgehends besteht, die Vermehrung der Zähne jedoch eine Unmöglichkeit ist, so müssen wir wohl Achaenodon für eine gänzlich ausgestorbene Form ansehen. Es spricht hierfür auch die Kürze der Kiefer.

Ziemlich zweifelhaft ist die Stellung des ältesten Artiodactylen Amerikas, des eocänen Pantolestes Cope[4]. Seine Zugehörigkeit zu den Paarhufern selbst kann freilich nicht wohl in Frage kommen, denn die — einzig und allein bekannte — Hinterextremität, so wie die Unterkieferzähne stimmen vollkommen mit dieser Gruppe

[1] The Lemuroidea and the Insectivora of the Eocene Periode of North-America. American Naturalist 1885. pag. 470 fig. 17, 18.

[2] Contributions from the Museum of Princeton College. Bulletin No. 3. pag. 23—35.

[3] Introduction 1876. pag. 36.

[4] Tertiary Vertebrata. pag. 717 nur von P. brachystomus — pag. 721 pl. XXIII *d* fig. 16—21, — Oberkiefer bekannt; ferner pl. 24 *e* fig. 5—7, pl. 25 *a*, *c*.

der Hufthiere, etwas anders verhält es sich jedoch mit den Molaren des Oberkiefers, die von denen aller übrigen Paarhufer sehr weit abweichen. Cope spricht von der Anwesenheit von nur drei Tuberkeln, bringt aber trotzdem Pantolestes in die Nähe von Dichobune, das doch zweifellos fünf Tuberkel besitzt — es ist sogar noch ein sechster angedeutet. Ich zähle indess, so fern die Cope'sche Abbildung richtig ist, auch bei Pantolestes fünf Tuberkel. Der wesentliche Unterschied besteht darin, dass bei Pantolestes der unpaare Innentuberkel das Querthal abschließt, während er bei Dichobune und überhaupt allen fünftuberkulären Artiodactylen, mit Ausnahme von Leptochoerus Leidy, in einer Reihe liegt mit den Tuberkeln der vorderen oder der hinteren Zahnhälfte — bei Dichobune selbst stets in der hinteren. Diese Struktur des Pantolestes-zahnes lässt indess einige Ähnlichkeit mit den Oberkiefermolaren der erwähnten Haploconus etc. nicht verkennen und wäre Pantolestes somit ein Bindeglied zwischen den Condylarthren und Artiodactylen, oder besser der Überrest einer Reihe von Zwischenformen, denn ich möchte es sehr bezweifeln, ob derselbe Nachkommen hinterlassen habe; bei der großen Verschiedenheit des Pantolestes von den übrigen Artiodactylen sind solche Zweifel durchaus berechtigt.

Für die vorliegende Arbeit theile ich die Artiodactylen in folgende Gruppen ein, die meiner Ansicht nach den genetischen Verhältnissen am ehesten entsprechen.

1) Die Anoplotheriidae, selenobunodonte Molaren, die oberen fast immer mit fünf Tuberkeln — der unpaare in der Vorderhälfte. Incisiven, Caninen in beiden Kiefern vollzählig, Prämolaren ziemlich komplicirt. Geschlossene Zahnreihe, inadaptiv-reducirte Extremitäten — keinerlei Verschmelzung im Carpus oder Tarsus, Zehenzahl anscheinend drei, ursprünglich zweifellos vier.

2) Die Dichobuniden, ursprünglich bunodont und vierzehig, obere Molaren ursprünglich mit fünf, wenn nicht sechs Tuberkeln. Prämolaren Anfangs sehr einfach gebaut. Sie zerfallen in vier — oder fünf — Unterabtheilungen[1].

a. Die Caenotheriidae mit selenodontem fünfmondigem Molarenbau — fünfter Mond in der Hinterhälfte, Prämolaren schneidend, die letzten mit konischem, sehr weit hinten

[1] Die fünfte würde durch Dichobune selbst repräsentirt — sehr schwache Seitenzehen, Molaren eher bunodont als selenodont; unpaarer Tuberkel der oberen Molaren in der Hinterhälfte —.

stehendem Innentuberkel, vier vollständige Zehen; Verschmelzung zwischen einzelnen Carpalien oder Tarsalien findet nicht statt. Auch obere Incisiven vorhanden. Vollständig ausgestorben.

b. Die Xiphodontidae mit meist fünfmondigen Oberkiefermolaren, fünfter Mond in Vorderhälfte — Ruminantierähnliche Unterkiefermolaren und reducirte Seitenzehen, wobei jedoch keine Verschmelzung von Carpalien und Tarsalien erfolgt. Zum Theil geschlossene Zahnreihe. Vollständig ausgestorben.

c. Die Traguliden mit nur vier Monden auf den oberen Molaren und je zwei, allerdings nur schwachen Seitenzehen. Mittlere Metapodien verwachsen, eben so gewisse Carpalien und Tarsalien.

d. Die Gelocidae mit ebenfalls nur vier Monden; völlige Reduktion der Seitenzehen, Verschmelzung der mittleren Metapodien und gewisser Tarsalien und Carpalien; umfasst die Hirsche, Antilopen und Boviden.

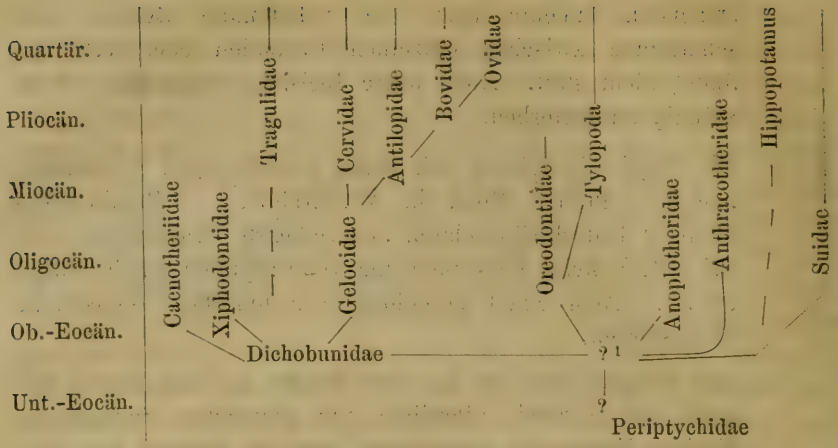
3) Die Tylopoda, vier Monde, freie Carpalien und Tarsalien. Reduktion der Seitenzehen, Verschmelzung der mittleren Metapodien.

4) Die Oreodontidae, vier Monde im Oberkiefer, vier freie Zehen, Seitenzehen stark, keinerlei oder doch anscheinend nur zufällige Verschmelzung von Carpalien oder Tarsalien. Stirbt aus, doch haben sich, wohl freilich ziemlich bald, die Tylopoden abgezweigt.

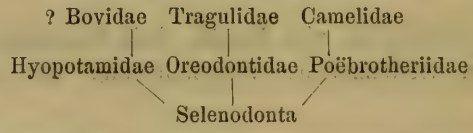
5) Die Anthracotheriidae, ursprünglich bunodont, dann selenodont, fünftuberkulär — mit Ausnahme von Merycopotamus — und inadaptive Reduktion der Extremitäten. Niemals Verschmelzung der mittleren Metapodien oder gewisser Carpalien und Tarsalien. Gänzlich ausgestorben.

6) Die Suidae, mit ursprünglich fünf-, später vierhöckerigen Molaren, freien Zehen — kräftigen Seitenzehen — mit Ausnahme von Dicotyles, keinerlei Verschmelzungen im Tarsus oder Carpus. Anscheinend noch weiter entwicklungsfähig.

Der genetische Zusammenhang und die zeitliche Verbreitung der eben angeführten Gruppen ist folgender:



Wenn auch hier der Zusammenhang der Dichobuniden mit den übrigen fünftuberkulären Formen noch nicht völlig aufgehellt ist, so kommt dieses Schema der Wirklichkeit doch bedeutend näher, als jenes, welches Cope in den Proceedings of the American Philosophical Society 15. August 1884 aufgestellt hat. Dasselbe ist



Die Anoplotheriidae.

Ich eröffne die Reihe der Artiodactylen mit den Anoplotheriden, charakterisirt durch die selenodont-bunodonten fünftuberkulären Zähne. Die Prämolaren werden nach vorn zu immer kleiner und gehen ganz allmählich in Caninen und Incisiven über. Namentlich die Caninen haben sich sehr weit von dem ursprünglichen fleischfresserartigen Grundtypus entfernt. Die Zahnreihe ist geschlossen, ein Merkmal derjenigen Formen, welche an dem Ende ihrer Entwicklung angelangt sind. Die unteren Molaren haben drei Innentuberkel, die oberen je zwei in der vorderen und einen in der hinteren Zahn-

[1] Seitenzehen sehr kräftig, 5 oder 6 (?) Tuberkel auf den oberen Molaren, untere Molaren mit sehr einfachen Tuberkeln. Prämolaren sehr einfach, Incisiven und Caninen wohl entwickelt. Carpalien und Tarsalien der unteren Reihe fast genau mit dem entsprechenden Metacarpale oder Metatarsale artikulirend, sehr geringes Alterniren.

hälfte. Die Außentuberkel sind im Ober- und im Unterkiefer nach dem Selenodontentypus umgewandelt. Der hinterste Prämolar zeigt namentlich im Oberkiefer und besonders bei Eurytherium latipes das Bestreben, durch mannigfache Vorsprünge seine Oberfläche zu vergrößern und molarähnlich zu werden. Die Zahl der Zehen beträgt anscheinend durchgehends drei, doch sind Mt II und Mc II wesentlich kleiner als die beiden anderen ungefähr gleich großen Metatarsalien resp. Metacarpalien. Auch nimmt die zweite Zehe gegenüber den beiden übrigen eine auffallend schräge Stellung ein. Die Anordnung der Carpalien und Tarsalien erinnert etwas an die der Suiden. Centrale und Tibiale sind bereits völlig verschwunden. Im Zahnbau zeigt Anoplotherium commune eine eigenthümliche Specialisirung, in so fern der erste Innentuberkel der unteren Molaren eben so mächtig geworden ist, wie die übrigen. Hinsichtlich der Extremitäten hat dasselbe einen Fortschritt erreicht im Vergleich zu den übrigen Anoplotheriiden durch die merkwürdige Reduktion des zweiten Fingers, der nur noch durch ein einziges Knöchelchen repräsentirt wird. Die gleiche Struktur der Zähne finden wir auch bei A. (Eurytherium) latypes Gerv. Es ist hier wie bei vermuthlich allen folgenden der zweite Finger noch vollständig erhalten. Bei A. secundarium sind im Unterkiefer der erste und zweite Innenhöcker der Molaren schon sehr nahe gerückt, im Oberkiefer werden die Molaren an ihrer Innenseite verkürzt.

Diese Erscheinungen treten in noch höherem Maße auf bei der Gattung Diplobune[1]. Auch bekommen hier die unteren Pr Verstärkungsleisten auf der Innenseite, die bei fortgesetzter Abnutzung dem Zahn ein Aussehen verleihen, ähnlich wie bei Bachitherium, einem echten Ruminantier. Die Zahl der Zehen ist hier wahrscheinlich drei.

Dacrytherium[2] ist bemerkenswerth wegen der breiten Spalte zwischen den beiden Zwischenkiefern. Der obere Pr zeigt einen starken zweiten Innentuberkel und kommt somit der Struktur eines M ziemlich nahe. Dafür sind jedoch die übrigen Pr um so einfacher gebaut, viel einfacher als bei Anoplotherium. Innentuberkel fehlen bei den vorderen Pr. Die oberen Molaren sind sehr breit und plump. Die unteren M haben den ersten Innentuberkel — *a* Rütimeyer —

[1] Fraas, Palaeontographica. Bd. XVII. pag. 177 Taf. 38.

[2] Filhol, Annales des sciences géologiques. 1877. T. VIII. pag. 217 fig. 251—256, fig. 311—313.

verloren. Ich stelle hierher, allerdings mit Vorbehalt, zwei Metatarsalien — III und IV —, an welchen sehr deutliche große Gelenkflächen für Metatarsale II, beziehungsweise V wahrzunehmen sind. Der Stärke dieser Facetten zufolge waren diese seitlichen Metatarsalia sehr wohl entwickelt und vielleicht sogar noch mit der vollen Phalangenzahl versehen. Es war somit Dacrytherium vermuthlich noch vierzehig. Da es auch im Bau der Pr der ursprünglichen Stammform näher kommen dürfte, so wird es sehr wahrscheinlich, dass auch die Anaplotheriiden einstens vierzehig waren.

Ein eigenthümlich entwickelter Seitenzweig ist Metriotherium[1]. Die ersten Innentuberkel der Unterkiefermolaren sind hier bereits mit den zweiten verschmolzen, dagegen erscheinen die unteren Prämolaren im Verhältnis zu Anoplotherium noch sehr einfach, indem noch kein eigentlicher Innentuberkel zur Entwicklung gelangt ist. Nur Unterkiefer bekannt.

Mixtotherium[2], nur Oberkiefer bekannt; die vorderen Pr sind noch sehr einfach, viel einfacher als bei Anoplotherium, dafür hat aber der hinterste Pr vollständig die Zusammensetzung eines M erlangt. Die M ähneln denen von Diplobune.

Myxochoerus[3], nur in Unterkiefern bekannt. Soll Anklänge an Diplobune, Metrotherium und Palaeochoerus zeigen, was wohl so viel heißt, als dass hier die ursprünglichen Bunodonten-Charaktere stärker ausgesprochen sind als bei den genannten Formen; namentlich sollen die M an Palaeochoerus erinnern; sie sind also vierhöckerig: die Pr haben mehr mit Diplobune gemein.

Zu den Anoplotheriiden gehören zweifellos auch die in Pictet Supplement[4] abgebildeten Zähne von zweierlei Größe. Gegenüber der Gattung Anoplotherium zeigen sie einen entschiedenen Fortschritt, in so fern als die unteren Molaren nur noch zwei Innentuberkel besitzen, die noch dazu die gleiche Stellung aufweisen wie die der Ruminantier. Sie kommen dem Filhol'schen Metriotherium sehr nahe, sind jedoch schon mehr selenodont. Höchst wahrscheinlich muss zu diesen Zähnen auch der Taf. VI Fig. 5 abgebildete obere Molar

---

[1] Filhol, Mém. sur quelques mamm. foss. Toulouse 1882. pag 99 pl. X fig. 1—1.

[2] Filhol, Mém. sur quelques mamm. foss. Toulouse 1882. pag. 92 pl. IX fig. 1—7.

[3] Ibid. pag. 103.

[4] Pictet, Supplement. 1869. pl. 27 fig. 9—16.

gestellt werden. Derselbe hat nur noch vier Monde, der fünfte ist völlig verschwunden. Ich schlage für diese von allen Anoplotheriiden am weitesten fortgeschrittene Gattung den Namen Tetraselenodon vor. Kowalevski[1] hat diese von Pictet beschriebenen Zähne sehr mit Unrecht auf Dichodon bezogen. Sie sind für Dichodon viel zu einfach gebaut, namentlich fehlt hier die für diese letztere Gattung so charakteristische Umbiegung des Vorder- und Hinterrandes der Innentuberkel; in dieser Beziehung stimmen die fraglichen Zähne vielmehr vollständig mit Anoplotherium überein.

Eine sehr nahe stehende Form scheint der Hyopotamus crispus Pictet (Gerv.?), nur in Oberkiefermolaren bekannt. Trotz der Anwesenheit des fünften Tuberkels könnten die eben erwähnten einfachen Unterkieferzähne — Anoplotheroids Pictet's — doch wohl möglicherweise auch hierher gehören, denn die oberen Molaren bleiben wenigstens nach dem Beispiele von Xiphodon zu urtheilen, länger auf dem alterthümlichen Standpunkte als die unteren. Der Größe nach passt freilich der erwähnte vierhöckerige Zahn besser zu den Pictet'schen Unterkieferzähnen.

Ein direkter genetischer Zusammenhang zwischen den aufgezählten Formen ist nicht wohl denkbar, denn erstens fällt ihr Auftreten nahezu auf den gleichen Zeitpunkt und zweitens zeigt jede derselben im Vergleiche zu den übrigen gewisse Fortschritte, während sie in dem einen oder anderen Punkte noch der ursprünglichen Stammform näher steht. Jedenfalls sind es aber — freilich verschieden entwickelte — Endglieder ein und desselben, von einem fünfhöckerigen Typus ausgehenden Stammes, der sich zum Theil einer eigenthümlichen, vermuthlich aquatilen Lebensweise angepasst und eine entsprechende hochgradige Specialisirung erlangt hat. Die Herkunft dieses Stammes ist noch in vollständiges Dunkel gehüllt, nur so viel dürfen wir als sicher annehmen, dass derselbe wohl von der gleichen Grundform ausgegangen ist wie der der Suiden. Interessant ist die bei mehreren Gattungen auftretende Komplikation der letzten Prämolaren, so wie das dichte Anschließen der einzelnen Zähne und der allmähliche morphologische Übergang von den Prämolaren in die Incisiven, Merkmale, die unter Anderem auch bei den gleichfalls völlig erloschenen Oreodontiden wahrzunehmen sind. So fern jedoch die letzten Prämolaren der Anoplotheriiden der Zusammensetzung der

[1] Palaeontographica. Bd. XXII. Anthracotherium pag. 216 und Hyopotamus pl. 39 fig. 16 von Mauremont stammend.

Molaren sehr nahe kommen, bleiben dafür die vorderen um so unentwickelter. Der Ausgang der Thäler ist bei den unteren Molaren von Anoplotherium sehr undeutlich, in so fern die Innenecke des Vorderrandes des Zahnes zu einem sehr mächtigen Tuberkel ausgebildet ist, lässt sich aber schon bei Diplobune und noch besser bei Metriotherium konstatiren; nur die Öffnung des zweiten Thales ist, wie ja bei fast allen Paarhufern, durch das Vorrücken des Innentuberkels der hinteren Zahnhälfte geschlossen, die des vorderen befindet sich zweifellos zwischen Vorderwand und erstem Tuberkel.

Die Oreodontidae.

Ein eigenthümlicher gänzlich erloschener Stamm ist der der Oreodontidae. Ihre Zähne sind ziemlich hoch entwickelt, in so fern die fünften Tuberkel verschwunden sind und die vier übrig gebliebenen sich zu echten Monden umgestaltet haben. Auch die Prämolaren sind ganz bedeutend vervollkommnet. Der vorderste Pr des Unterkiefers — Pr_4 — hat die Form eines Caninen, der Canin selbst die eines vierten Incisiven angenommen, wie bei den Ruminantiern. Von diesen unterscheiden sie sich jedoch durch die Anwesenheit von Incisiven im Oberkiefer. Die Zahnreihe ist bei fast allen vollkommen geschlossen, wie auch bei den Anoplotheriiden und Caenotheriden. Es scheint dies durch Verkürzung der Kiefer bedingt und ein Zeichen dafür zu sein, dass der betreffende Stamm am Endziel seiner Entwicklung angelangt ist, wenigstens finden wir diesen Zustand nur bei solchen Formenreihen, welche gerade im Aussterben begriffen sind. Die Zahl der Zehen beträgt vorn und hinten vier; alle sind wohl entwickelt. Das Magnum ist nach Cope fast ganz unter das Scaphoideum gerückt, das Unciforme greift weit in den Carpus herein; Trapezoideum ist frei. Im Tarsus fehlt das Entocuneiforme, die beiden anderen verschmelzen niemals, eben so wenig wie Naviculare und Cuboideum. Die seitlichen Metapodien sind sehr hoch hinaufgerückt und haben große proximale Flächen. Ulna und Radius eben so wie Tibia und Fibula sind wohl entwickelt und vollständig getrennt. Die Form der einzelnen Knochen ist die der Ruminantier, ihre Konsistenz jedoch die der bunodonten Artiodactylen. Sie nehmen überhaupt eine ganz eigenthümliche Mittelstellung zwischen den Suiden und den Traguliden ein. Bei der geringen Anpassungsfähigkeit, welche diesem Stamme eigen war, kann es nicht überraschen, dass derselbe vollständig erloschen ist. Die Modernisirung

besteht fast ausschließlich in geringen Änderungen im Gebisse. Möglicherweise hat diese Gruppe der Artiodactylen den gleichen Ursprung wie die Anoplotherien, doch sind wir noch weit entfernt von der Kenntnis dieser etwaigen gemeinsamen Vorfahren.

Was die Verbreitung der Oreodontiden betrifft, so sind dieselben wohl ausschließlich auf Nordamerika beschränkt und zwar fast ganz auf das Miocän.

Bei der innigen Verwandtschaft der einzelnen Genera dieses Formenkreises genügt es hier nur einige Gattungen namhaft zu machen. Über den genetischen Zusammenhang der geologisch ältesten Glieder dieses Stammes mit den jüngsten kann wohl kein Zweifel bestehen.

Oreodon Leidy, Ancient Fauna pl. II. Extinct Fauna of Nebrasca div. pl. u. Fig.

Merycochoerus Leidy, Extinct Fauna of Nebrasca p. 157 pl. X, hat am dritten oberen M einen kleinen dritten Lobus.

Merychyus Leidy, ibidem pag. 118 pl. XI.

Von Eporeodon hat Marsh[1] die vordere und hintere Extremität abgebildet. Im Tarsus hat diesem Autor zufolge noch keine Verwachsung stattgefunden, eben so wenig im Carpus; das Trapezoideum liegt noch ausschließlich auf dem Metacarpale II, das Magnum auf Metacarpale III, doch legt sich dieses letztere auch sehr dicht und auf eine ziemliche Strecke dem Hamatum an.

Als ein Seitenzweig der Oreodontiden, der das bunodonte Gebiss etwas weniger verändert hat, kann Agriochoerus[2] gelten. Seine Zähne verhalten sich zu denen der echten Oreodons, wie die von Merycopotamus zu denen der Hirsche. Der Schädelbau ist ganz der gleiche wie bei Oreodon. Die Komplikation der Prämolaren ist hier sehr weit vorgeschritten und hat der letzte Pr des Unterkiefers ganz die Struktur eines Molaren angenommen.

Vielleicht gehört in die Nähe von Agriochoerus der allerdings nur in seinen oberen Molaren bekannte Haplomeryx aus den Phosphoriten des Quercy (siehe Anhang). Es wäre dies sehr interessant, da derselbe nicht bloß der einzige Vertreter dieses Stammes in

[1] Marsh, Dinocerata. pag. 187 fig. 162, 163.

[2] Leidy, Ancient Fauna. pag. 24 pl. I fig. 5—10. Extinct Fauna. pag. 135 pl. XIII fig. 1—1.

Europa, sondern bei seinem frühzeitigen geologischen Vorkommen und seiner Kleinheit auch in genetischer Beziehung von Wichtigkeit wäre.

Über die Systematik der Oreodontidae siehe Cope, Palaeontological Bulletin No. 38 1884 und Palaeontological Bulletin No. 39 1884. Philadelphia A. Foote.

Die Tylopoda.

Von den ältesten Oreodontiden haben sich wohl die Tylopoden abgezweigt. Im Gegensatze zu den Oreodontidae haben sie sich bis in die Gegenwart erhalten. Die Molaren zeigen bereits bei den ersten Vertretern dieser Familie den Selenodontentypus, sind jedoch viel niedriger als bei den späteren. Die Prämolaren und Incisiven haben der Zahl nach bedeutend abgenommen. Carpus und Tarsus haben noch sehr alterthümliche Organisation, in so fern Magnum und Trapezoideum, so wie Naviculare und Cuboideum noch nicht verwachsen sind. Bei dem ältesten bekannten Vertreter — Poëbrotherium — waren die mittleren Metapodien noch getrennt, die seitlichen jedoch am Hinterfuße bereits verschwunden, am Vorderfuße nur noch durch Griffel angedeutet. Bei den Übrigen sind die distalen Enden des Canons gespalten und stehen weit aus einander. Die Verwachsungsnaht ist noch sehr deutlich zu sehen.

Poëbrotherium[1] Leidy hat noch $\frac{3}{3}$ I $\frac{1}{1}$ C $\frac{4}{4}$ Pr $\frac{3}{3}$ M. Pr_1 ist noch isolirt, die Prämolaren stellen mit Ausnahme der hinteren einfache Schneiden dar. Das Ectocuneiforme — I — ist bereits völlig atrophirt, das Trapezium ist noch erhalten. Metacarpale II und V sind zu Griffeln reducirt. Untermiocän.

Protolabis Cope[2] hat ebenfalls noch $\frac{3}{3}$ I, die Pr sind schon höher geworden.

Procamelus[3] hat nur mehr $\frac{1}{3}$ I, aber noch $\frac{1}{1}$ C $\frac{4}{4}$ Pr. Pr_1 ist

[1] Leidy, Ancient Fauna. pag. 19 pl. I fig. 1—4. Extinct Fauna. pag. 141 pl. XIII fig. 5—7.

[2] Cope, 100th Meridian. pag. 341.

[3] Leidy, Extinct Fauna. pag. 148 pl. IX fig. 5, pl. XIV fig. 15, pl. XV fig. 1—7. Cope, 100th Meridian. pag. 329 pl. 76—79.

isolirt, die beiden folgenden sind sehr klein. Die Metapodien sind bereits verschmolzen, die Griffel völlig verschwunden. Trapezium ist noch vorhanden.

Homocamelus[1] hat oben noch einen vierten Pr, unten nicht mehr. Pliocän.

Camelus $\frac{3}{3}$ Pr, der vorderste isolirt und sehr einfach, die hintersten ziemlich dick. Zuweilen noch Trapezium vorhanden. Ausschließlich in der alten Welt: fossil in den Siwalik-hills.

Ein anderer schon früh sich abtrennender Zweig ist der der Aucheniden.

Der älteste ist Leptauchenia[2] mit $\frac{3}{3}$ I $\frac{1}{1}$ C $\frac{4}{4}$ Pr. — Die Incisiven des Oberkiefers sind indess noch nicht bekannt; die Pr sind klein, die M ziemlich einfach. Die Pr schließen dicht an einander. Untermiocän.

Pliauchenia[3] mit nur mehr $\frac{3}{3}$ Pr — der vorderste sehr einfach — und wohl $\frac{1}{1}$ C $\frac{3}{3}$ I. Beide im Miocän, beziehungsweise Pliocän von Nordamerika.

Protauchenia[4] $\frac{1}{1}$ C $\frac{2}{2}$ I $\frac{2}{2}$ Pr. Auch Skelet bekannt. Diluvium von Ecuador.

Auchenia $\frac{0}{3}$ I $\frac{1}{1}$ C $\frac{2}{1}$ Pr. Der vorderste Pr isolirt; recent.

Genauere Angaben über die Phylogenie der Cameliden und Aucheniden finden sich in den citirten Arbeiten Cope's und Branco's.

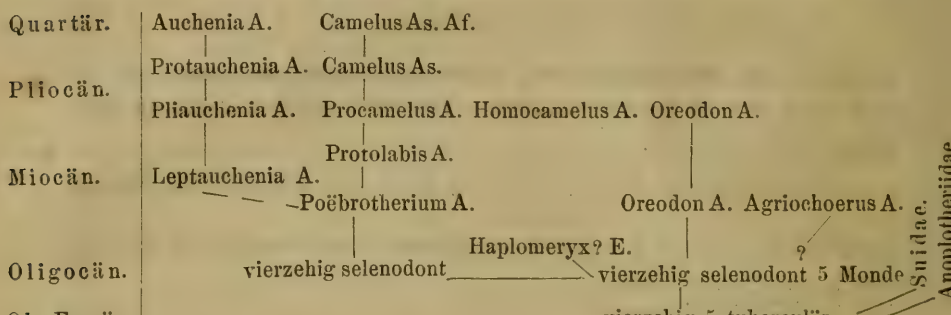
Mit Ausnahme der Gattung Camelus ist diese ganze Gruppe der Tylopoden auf Amerika beschränkt, und selbst dieses Thier tritt erst spät in der alten Welt auf — fossil in den Siwalik, wahrscheinlich pliocän. Dass dieselben noch am nächsten mit den Oreodontiden verwandt sind, wurde bereits oben erwähnt, doch besteht zwischen beiden immerhin eine tiefe Kluft, indem die Extremitäten der Tylopoden schon gleich bei ihrem ersten bekannten Vertreter reducirt sind. Auch der Umstand, dass der fünfte Mond der Oberkiefer-

[1] Leidy, Extinct Fauna. pag. 158 pl. XIV fig. 16—17.
[2] Leidy, Extinct Fauna. pag. 124 pl. XII.
[3] Cope, 100the Meridian. pag. 340 pl. 77 fig. 4, 5.
[4] Branco, Säugethiere von Punin. pag. 110 Taf. XII—XVII.

molaren nirgends mehr zu sehen ist, spricht dafür, dass wir noch weit davon entfernt sind, die Urform der Tylopoden und der Oreodontiden zu kennen.

Ganz besonders auffallend ist bei den Tylopoden die Reduktion der Prämolaren, die hier verhältnismäßig sehr rasch vor sich geht. Sie beginnt beim vordersten, der jedes Mal isolirt ist und anscheinend vollständig resorbirt wird. Dann löst sich der nächste Pr von den übrigen ab, worauf auch er allmählich aufgezehrt wird.

Die Verbreitung und der genetische Zusammenhang der einzelnen Tylopodenformen unter einander und mit den Oreodontiden lässt sich durch folgendes Schema veranschaulichen:



Die Dichobuniden.

Die Stämme der Ruminantier und der bald aussterbenden Caenotheriidae beginnen mit der europäischen Gattung Dichobune. Die Prämolaren sind hier mit Ausnahme des hintersten in beiden Kiefern noch ganz einfache komprimirte Hügel, nur der Pr_1 hat oben, wie ja auch schon bei den Condylarthra, einen kräftigen Innentuberkel. Ein solcher ist auch bei dem unteren Pr_1 vorhanden und befindet sich derselbe dicht neben dem Gipfel des Zahnes, dem ursprünglichen Tuberkel. Es ist diese Struktur bei allen Ruminantierprämolaren wieder zu erkennen, die Unterschiede bestehen nur darin, dass diese Tuberkel sich immer mehr in Lamellen oder Stifte umwandeln, und dass noch sekundäre, koulissenartige Bildungen auf der Innenseite auftreten. Der vorderste Prämolar Pr_1 ist, wie bei allen älteren Ungulaten, noch isolirt. Die Caninen waren ziemlich kräftig entwickelt, eben so trug auch wohl der Zwischenkiefer noch Incisiven. Die unteren Molaren zeigen die gleiche Anordnung der Tuberkel wie bei den Ruminantiern und nähern sich auch schon

zum Theil der Halbmondform, nur der erste Innentuberkel stellt noch einen einfachen Kegel dar. Über die Richtung des vorderen Querthals kann hier kein Zweifel bestehen, es öffnet sich dasselbe vor dem ersten Innentuberkel, zwischen demselben und dem Vorderrand des Zahnes. Schwieriger ist, wie bei allen bunodonten oder undeutlich selenodonten Artiodactylen, der Ausgang des zweiten Thales zu bestimmen, indem der ziemlich kurze Innentuberkel genau zwischen dem Vorder- und Hinterhorn des zweiten Außenmondes liegt. Bei den jüngeren Selenodonten schließt sich dann jede Lücke in Folge der Streckung des Innenmondes. Diese Stellung des zweiten Innentuberkels findet sich, wie erwähnt, sogar schon bei den Condylarthra-Periptychidae. Die eigentliche Öffnung befindet sich, den Verhältnissen bei Lophiomeryx zufolge, indessen hinter dem zweiten Innentuberkel.

Die Extremitäten von Dichobune hat bereits Cuvier[1] sehr gut abgebildet. Die mittleren Metapodien sind selbstverständlich noch getrennt, die beiden seitlichen haben aber schon bedeutende Reduktion erlitten. Sie tragen zwar noch die volle Phalangenzahl, sind aber bereits sehr dünn geworden. In Carpus und Tarsus sind noch alle Knochen frei, ihre Form ist aber, namentlich im Carpus, fast ganz die der echten Ruminantier. Nach der Cuvier'schen Zeichnung ruht das Magnum ausschließlich auf dem Metacarpale III, das Trapezoideum auf II. Ein Trapezium ist nicht bekannt. Ulna und Radius, Fibula und Tibia sind noch vollständig getrennt. Die oberen Molaren tragen in der hinteren Hälfte einen fünften Tuberkel, in der vorderen findet sich die Andeutung eines sechsten; derselbe ist jedoch von dem ersten Innenmonde fast gänzlich aufgesaugt. Der letzte Molar ist im Vergleich zu dem zweiten noch sehr einfach gebaut. Die Tuberkel nähern sich auch im Oberkiefer schon sehr dem Mondtypus. Von dem amerikanischen Pantolestes, der nach Cope sehr ähnlich sein soll, unterscheidet sich Dichobune sehr wesentlich dadurch, dass die Tuberkel hier in zwei Reihen stehen, während bei Pantolestes der unpaare Tuberkel das Thal sperrt.

Die Dichobune-Arten sind zum Theil sicher als Vertreter selbständiger Gattungen aufzufassen, so vielleicht Campichi Pictet. Der Typus ist D. leporinum[2]. Diese Formen stellen wohl den Über-

[1] Ossem. fossil pl. 104 fig. 9—22.

[2] Ein interessantes Stück bildet Gaudry ab (Enchainements pag. 72 fig. 85); es ist ein Oberkieferfragment mit den I, C, auch noch CD erhalten, vier D und zwei echten M.

rest einer früher verbreiteteren Gruppe dar. Ob Dichobune selbst direkte Nachkommen hinterlassen hat, bleibt fraglich, doch wäre es gerade nicht absolut unzulässig, von demselben die Caenotheriiden einerseits und die Geloci den andererseits abzuleiten. Die ersteren entwickelten sich unter Erhaltung der bisherigen Beschaffenheit der Extremitäten, die letzteren unter Reduktion derselben.

Bei den Caenotheriiden erhielt sich noch der fünfte Tuberkel, nur wurden alle Höcker in echte Monde verwandelt; bei den Geloci den ist der fünfte Tuberkel bald verschwunden. Da es aber ursprünglich auch Geloci den gegeben hat, bei welchen der fünfte Tuberkel in der Vorderhälfte und nicht in der Hinterhälfte gestanden hat, wie bei Dichobune, so kann dieses letztere nicht wohl der direkte Vorläufer der Geloci den sein, sondern dürfte besser als ein Seitenzweig betrachtet werden. Dichobune kommt im Pariser Gips und den gleichaltrigen Bohnerzbildungen vor.

Dem Genus Dichobune scheinen Spaniotherium und Deilotherium[1] nahe zu stehen — beide in den Phosphoriten des Quercy. Die Zwischenhöcker der oberen Molaren sollen hier bereits im Verschwinden begriffen sein; diese Gattungen nähern sich somit mehr den Ruminantiern.

Von Dichobune oder besser einem demselben sehr nahestehenden Artiodactylen zweigen wohl alle Selenodonten mit Ausnahme der Oreodontiden und Cameliden ab — Dichobune selbst hat bereits reducirte Seitenzehen und kann mithin nicht mehr der Vorläufer von Formen mit besser erhaltenen seitlichen Metapodien sein. Außerdem treten auch schon solche Thiere gleichzeitig mit demselben auf, die sich den Ruminantiern, wenigstens in der Beschaffenheit des Gebisses noch viel mehr nähern, so z. B. Xiphodontherium.

Die Caenotheriiden.

Die Molaren sind hier echt selenodont, der fünfte Mond der oberen Molaren befindet sich in der Hinterhälfte. Bei den unteren Molaren ist der zweite Innenmond als Kegel entwickelt, gewissermaßen das Gegenstück zu Lophiomeryx, bei welchem der erste Innenmond eine ähnliche Beschaffenheit zeigt. Der obere Pr ist sehr einfach, die übrigen stellen schneidende Klingen dar, nur der untere Pr_1 und der obere Pr_2 besitzen noch je einen Innenlobus.

[1] Filhol, Mammifères des phosphorites du Quercy 1882. pag. 112—114.

Der obere Canin ist von mäßiger Größe. Auch der Zwischenkiefer trägt hier noch Incisiven von schaufelförmiger Gestalt. Die Zahl der Zehen ist vier; die Seitenzehen haben je drei Phalangen. Weder im Carpus, noch im Tarsus fand hier Verschmelzung benachbarter Knochen statt und ist auch die reihenweise Anordnung der Carpalien der zweiten Reihe und der Metacarpalien ziemlich streng durchgeführt; nur das Metacarpale III legt sich auf eine ziemliche Strecke an das Unciforme an, dagegen trägt das Metacarpale II einzig und allein das freie Trapezoideum. Ein Trapezium dürfte nach gewissen Eindrücken am Metacarpale II zu schließen, sicher vorhanden gewesen sein, ist indess eben so wenig bekannt wie die übrigen Carpalien[1]. Das Metacarpale II endet in gleicher Höhe mit dem Metacarpale III — eben so Metacarpale V mit IV — es rückt weder unter dasselbe, wie bei Sus, noch legt es sich über dasselbe wie bei den Perissodactylen. Die distale Facette des Unciforme war auf keinen Fall in zwei getheilt wie bei Sus — die eine für Metacarpale IV, die andere für Metacarpale V —, es bildeten diese beiden oben vielmehr eine einzige Fläche, wie bei den Perissodactylen. Die seitlichen Mc sind hinsichtlich ihrer Länge wohl etwas verschieden, das fünfte ist etwas länger als das erste. Das Pyramidale artikulirte nur mit der Ulna, nicht auch mit dem Radius. Die Ulna ist ihrer ganzen Länge nach erhalten. Am Hinterfuße ist die Verwachsung von Cuboid und Naviculare noch nicht eingetreten, eben so sind alle drei Cuneiformen frei. Die beiden ersteren Knochen ähneln denen des Schweines, sind jedoch im Verhältnis schlanker. Das Cuboid hat eine große gemeinsame Facette für Mt IV und V. Diese beiden artikuliren am Cuboid außerdem noch auf ihrer Rückseite mittels des aufsteigenden Fortsatzes. Metatarsale II ist verhältnismäßig etwas kürzer als Metatarsale V. Es schiebt sich mit seinem oberen Ende sehr weit über das Mt III herauf und artikulirt mittels zweier winziger Facetten am Cuneiforme III und wird seinerseits wieder vom Cuneiforme II und zwar ausschließlich bedeckt. Das Cuneiforme I lag wohl als spindelförmiger Knochen zwischen dem

[1] Die Gruppirung derselben habe ich, so weit dies aus der Beschaffenheit der distalen Enden von Ulna und Radius und den proximalen Enden der Metacarpalien möglich war, konstruirt. Es ist bedauerlich, dass die französischen Sammler auf solche kleine aber doch so wichtige Reste so wenig Rücksicht nehmen; freilich gehen ihnen hierin die Autoren selbst mit schlechtem Beispiele voran. Einen rühmlichen Gegensatz hierzu bilden die Amerikaner, deren sorgfältigem Suchen selbst die winzigsten Skelettheile nicht entgehen.

absteigenden Fortsatze des Naviculare und dem aufsteigenden des Metatarsale III. Beim Schwein sind dagegen die seitlichen Metatarsalien fast ganz vom Tarsus abgedrängt. Jedenfalls haben die Caenotheriiden im Bau der Extremitäten den ursprünglicheren Typus besser bewahrt. Das Skelet zeigt eine sonderbare Mischung von Charakteren von Suiden und der Ruminantier, so namentlich im Bau des Calcaneus und Astragalus. Ich habe diese Verhältnisse ausführlicher besprochen, weil trotz der zahllosen Reste dieser Thiere noch keine Beschreibung des Skelets vorliegt. Filhol[1] bildet zwar die beiden hinteren Extremitäten von Caenotherium ab, eine davon als Hand bestimmt, jedoch ohne Erläuterung. Nach Blainville wäre außer dem Ectocuneiforme nur noch ein Cuneiforme vorhanden, — das erste der Gestalt nach — und läge dasselbe auf dem Mt II. Es ist dies zweifellos ein Irrthum. Die Vorderextremität war diesem Forscher nicht bekannt.

Caenotherium und Plesiomeryx unterscheiden sich ganz wesentlich durch die Konsistenz und die äußere Form ihrer einzelnen Knochen. Die von Plesiomeryx sind sehr schlank, und eben so eckig und kantig wie die der Ruminantier; mit denselben haben sie auch die porzellanartige Konsistenz gemein. Die Caenotherium-Knochen zeigen fast die gleiche Struktur so wie die Rundung der Schweineknochen. Es verhält sich Caenotherium ungefähr zu Plesiomeryx wie Dicotyles zu Hyaemoschus.

Die Kiefer weisen meist eine kleine Zahnlücke hinter dem Caninen auf, bisweilen auch hinter einem der ersten Prämolaren.

Der älteste Plesiomeryx ist wohl der Amphimoeryx — Caenotherium Courtoisi P. Gerv.[2] im Texte — aus den Ligniten von Débruge; derselbe ist identisch mit dem Plesiomeryx quinquedentatus Filhol[3]. Es ist dieses Thier sehr merkwürdig in so fern, dass es als der älteste bekannte Vertreter zugleich die größte Reduktion des Gebisses aufweist.

Das Caenotherium Mülleri, Pictet Suppl. pag. 182, gehört zu Xiphodontherium (siehe pag. 59); das Caenotherium Renevieri, ibid. p. 181, unterscheidet sich von den echten Caenotherium dadurch, dass bei ihm der erste Innenhöcker der unteren Molaren zurückgeschoben ist, wodurch die Öffnung des vorderen

[1] Annales des sciences géolog. 1881. T. 11 pl. 1.
[2] Zool. et Pal. fr. pag. 162 pl. 34 fig. 6, pl. 35 fig. 4.
[3] Filhol, Ann. sc. géol. T. VIII. pag. 210 pl. 19 fig. 314—316.

Thales außerordentlich deutlich wird. Wären die Extremitäten dieses Thieres bekannt, so ließe sich dasselbe allenfalls zu den Caenotheriiden stellen. Vielleicht gehören demselben die von PICTET als Chaeromorus pl. XXV fig. 12 bestimmten Fußknochen an; die Seitenzehen sind daselbst völlig verschwunden.

Die Caenotherien sind eigentlich nichts weiter als echt selenodonte Dichobunen. Die Prämolaren haben sich etwas vervollkommnet, wenigstens der erste des Unterkiefers und der zweite des Oberkiefers und zwar nach dem Anoplotheriiden-Typus, mittels eines einfachen Kegels in der hinteren Zahnhälfte. Ein weiterer Fortschritt besteht auch in der Verkürzung des Unterkiefers und dem dadurch bedingten Aufschließen der Prämolaren. Die Extremitäten weichen fast gar nicht von Dichobune ab.

Das Vorkommen von Caenotherium beschränkt sich auf die Zeit zwischen der Ablagerung der Lignite von Débruge und dem Untermiocän — Indusienkalk von St.-Gérand-le-Puy; Weisenau und Ulm.

Die Xiphodontidae.

Dieser Formenkreis steht in mancher Beziehung, namentlich was das Gebiss betrifft, den Anoplotheriiden ziemlich nahe, doch dürfte hieraus kaum auf eine nähere Verwandtschaft zu schließen sein.

Wie bei Anoplotherium haben auch hier die ursprünglich schneidenden Unterkieferprämolaren wenigstens zum Theil — vor Allem die Pr_1 und Pr_2 — einen kräftigen, konischen freistehenden Innentuberkel in der zweiten Zahnhälfte bekommen, an den vorderen hat sich wenigstens der Hinterrand nach innen zu verbreitert, oder es haben diese Zähne die Gestalt von Caninen angenommen — Xiphodontherium —, was als eine noch bedeutendere Umgestaltung betrachtet werden muss. Die oberen Pr haben sehr große Ähnlichkeit mit denen der Wiederkäuer, nur stellen die vordersten bloß einfache Klingen dar. Die Caninen haben sich nicht selten zu Incisiven umgebildet. Die unteren Molaren kommen denen der Ruminantier meist außerordentlich nahe; sie bestehen, wie bei diesen, aus vier Monden, von denen nur die beiden inneren noch einigermaßen die ursprüngliche Kegelform bewahrt haben. Die wahre Öffnung des vorderen Querthales ist fast stets gut zu sehen, die des hinteren ist durch die allen Artiodactylen eigene Verrückung des zweiten Innentuberkels verwischt worden. Die oberen Molaren besitzen fast

immer einen fünften Tuberkel, oft als Mond entwickelt. Derselbe steht bei den einen in der vorderen, bei den anderen in der hinteren Hälfte, was sich auf zweierlei Weise erklären lässt. Entweder nimmt man die Zahl der ursprünglichen Tuberkel zu fünf an, alsdann wäre dieser fünfte unpaare Tuberkel wie bei Pantolestes, Leptochoerus und auch noch bei Entelodon ursprünglich in der Mitte gestanden, so dass er das Querthal gesperrt hätte, wäre aber dann bei den einen in die vordere, bei den anderen in die hintere Hälfte gerückt. Oder es war die Zahl der Tuberkel ursprünglich sechs, wofür die Verhältnisse bei Dichobune zu sprechen scheinen, und wäre dann bei den einen Formen der dritte Höcker der Vorderhälfte, bei den anderen der der Hinterhälfte von seinem Nachbarn absorbirt worden.

Die Zahl der Zehen ist anscheinend bei allen nur mehr zwei: die Seitenzehen werden bloß durch phalangenlose Stummel angedeutet; doch tritt niemals Verschmelzung der mittleren Metapodien ein, eben so wenig zwischen Magnum und Trapezoideum oder zwischen Cuboid und Naviculare. Ein freies Trapezium dürfte wohl bei allen vorkommen, ist indess nur bei Xiphodon beobachtet. Die Ulna war vollständig erhalten und legte sich das Pyramidale ausschließlich an diese an. Das Trapezium liegt allein auf Mc II, das Magnum auf Mc III, das Ectocuneiforme auf Mt III, das Mesocuneiforme auf dem Stummel des Mt II. Das Entocuneiforme endet frei und legt sich an den aufsteigenden Processus des Metatarsale III. Die Fibula war möglicherweise bereits in ihrer Mitte aufgelöst, das distale Ende, wenigstens bei Xiphodontherium, mit der Tibia verschmolzen.

Es besteht sonach auch im Carpus und Tarsus eine gewisse Ähnlichkeit mit den Anoplotheriden, doch sehen wir solche Organisation bei allen nicht weiter entwicklungsfähigen Selenodonten des älteren Tertiärs. Eben so darf wohl auch auf die berührte Ähnlichkeit in der Komplikation der Prämolaren nicht allzuviel Gewicht gelegt werden. Die Knochen ähneln im Ganzen denen der Ruminantier, doch erinnert ihre Konsistenz in den meisten Fällen mehr an die der bunodonten Artiodactylen, nur Xiphodontherium macht hierin eine Ausnahme.

Ich eröffne die Reihe dieser Formen, die man am besten als Xiphodontidae bezeichnen kann, mit:

Dichodon. Die Molaren gleichen nahezu vollständig denen der Cerviden, indem auch die oberen nur mehr vier Monde enthalten, und auch auf ihrer Außenseite — die unteren entsprechend

auf ihrer Innenseite — eine Umbiegung der Hörner zeigen, wie dies auch bei den Hirschen zu beobachten ist, freilich nicht in diesem hohen Grade wie hier. Die Prämolaren sind merkwürdig gebaut. Der letzte gleicht fast ganz einem letzten Milchzahn, die vorderen sind entsprechend einfacher und ähneln denen von Xiphodon. Die Zahnreihe ist geschlossen.

Das Gebiss ist zweifellos das Ruminantier-ähnlichste unter allen hier zu nennenden Formen und erscheint als außergewöhnlich modernisirt. Die Extremitäten sind bis jetzt noch nicht bekannt, doch bin ich fast versucht, die von Kowalevski[1] als »Diplopus« bezeichneten Extremitäten hierher zu stellen. Bei diesem Diplopus fehlen die seitlichen Zehen gänzlich; in der Anordnung der Carpalien und Tarsalien ergiebt sich, abgesehen eben von der durch die Reduktion der Seitenzehen bedingten Modifikation, völlige Übereinstimmung mit den Hyopotamen oder überhaupt mit allen primitiven Artiodactylen.

Xiphodon unterscheidet sich von Dichodon durch die Einfachheit der langgestreckten, schneidenden Prämolaren, durch die Anwesenheit eines fünften Mondes auf den oberen Molaren, und zwar in deren Vorderhälfte, und durch die noch ziemlich ursprüngliche kegelförmige Gestalt der Innenmonde der unteren Molaren; doch sind auch hier schon zuweilen vorspringende Zipfel zu sehen, wie bei Dichodon. An der Hand sehen wir noch das Rudiment der zweiten und fünften Zehe — Mc V und II — durch je einen ungegliederten Knochen repräsentirt, ein freies Trapezoideum so wie ein freies Trapezium, letzteres über Mc II etwas herabgreifend. Xiphodon war ein sehr schlankes, hochbeiniges Thier und hatte äußerlich sicher große Ähnlichkeit mit einem kleinen geweihlosen Hirsch.

Die Gattung Rhagatherium stellt einen ganz eigenartigen Typus dar. Die oberen Molaren tragen den fünften Mond in der Vorderhälfte. Die Monde gleichen hier eher noch Höckern. Charakteristisch sind starke Basalwülste an Vorder- und Hinterrand so wie auf der Außenseite der Oberkiefermolaren. Bei dem Rh. Frohn-

[1] Hyopotamidae. Philosophical Transactions 1873. pl. XXXV et XXXVIII und Anthracotherium. Palaeontographica Bd. XXII. pag. 173 Taf. 7 Fig. 21. Ich trage kein Bedenken, die unter dem Namen »Diplopus« beschriebenen Extremitäten auf Dichodon cuspidatus Owen zu beziehen, indem dieselben nicht nur in der gleichen Ablagerung vorkommen, sondern auch ihrer Größe nach recht wohl zu diesem Thiere gehören können.

stettense[1] sind die Prämolaren, namentlich Pr_1 sup. noch ziemlich einfach, dagegen sind die von Valdense[2] sehr komplicirt gebaut; auch der obere Pr_1 hat hier einen zweiten Außentuberkel. Die beiden letzten Pr des Unterkiefers gleichen fast den entsprechenden Milchzähnen. Der obere Pr_4 ist caninenartig und steht gleich dem Pr_3 des Unterkiefers sehr weit von seinen Nachbarn ab. Der Pr_4 des Unterkiefers fehlt bereits, dafür ist der dolchartige untere Canin sehr weit nach hinten gerückt wie bei den Cameliden.

Ein genetischer Zusammenhang zwischen den hier aufgezählten Formen ist nicht gut denkbar, denn jede derselben erscheint im Vergleich zu den übrigen in gewisser Beziehung fortgeschritten, doch dürften sie wohl sämmtlich auf eine gemeinsame Stammform zurückzuführen sein. Dieselbe hatte vermuthlich noch ziemlich einfache Pr, etwa wie Dichobune, und sehr kräftige Caninen; die Monde glichen eher noch Höckern; der unpaare Mond der oberen M befand sich in der Vorderhälfte. Die Existenz von Seitenzehen ist sehr wahrscheinlich, doch waren dieselben bereits ziemlich schlank. Diese Form hatte dann ihrerseits wohl den gleichen Ursprung wie Dichobune.

Die Art und Weise wie sich hier die Prämolaren verstärken und die geschlossene Zahnreihe bei mancher dieser Formen erinnern sehr an die Anoplotheriiden. Gleichwohl stehen sie in ihrem Gesammthabitus den Ruminantiern unendlich näher und glaube ich daher diesen scheinbaren Analogien nicht allzuviel Werth beilegen zu müssen. Es ist diese merkwürdige Komplikation der Pr und das Aufschließen aller Zähne so wie die eigenthümliche Differenzirung von Pr zu Caninen und von C zu Incisiven — wie wir dies bei Xiphodontherium sehen — entschieden als ein Zeichen für das baldige Erlöschen des ganzen Stammes zu betrachten. Dafür spricht auch vor Allem die auf die Dauer nicht mehr haltbare Organisation der Extremitäten. Bei Xiphodon besteht der ganze Fortschritt des Gebisses in der Bildung deutlicher Monde und der geschlossenen Zahnreihe, bei Xiphodontherium in dem Verlust von Prämolaren und der Anpassung der übriggebliebenen, bei Dichodon in dem Verlust des fünften Mondes und in einer auffallenden Komplikation der Prämolaren, die auch bei Rhagatherium eingetreten ist. Dieses letztere

[1] Kowalevski, Anthracotherium. pag. 228 Taf. VIII Fig. 57—59.

[2] Pictet, Faune éocène. pag. 43 pl. III. Das Rh. Valdense, in: Pictet, Supplém. pl. 24 fig. 1, 2, ist ein Hyracotherium, das Oberkieferstück Fig. 3 ein Anoplotheriide, wohl dem gleichen Thier angehörig wie der untere Pr_1 und M_1 Taf. V Fig. 13.

hat dagegen den fünften Tuberkel so wie die kegelförmige Struktur der Monde und die primitive Form der vorderen Pr noch bewahrt. Seine Fortschritte dokumentiren sich außer der bereits erwähnten Komplikation der hinteren Pr in dem Verlust eines Pr und in gewissen Anklängen an die Ruminantier. Allen — so weit bekannt — ist endlich die Reduktion der Seitenzehen und der Fibula eigenthümlich.

Xiphodontherium[1]. Die unteren M sehen denen der echten Wiederkäuer außerordentlich ähnlich, doch zeichnen sich die Innenmonde noch durch ihren rundlichen Querschnitt aus. Die oberen Molaren tragen einen wohl entwickelten fünften Mond in der vorderen Hälfte. Der vierte Pr ist in beiden Kiefern verschwunden, der dritte hat im Unterkiefer die Gestalt eines Caninen angenommen, der des Oberkiefers ist dagegen als langgestreckte Schneide entwickelt. Die hinteren Pr haben in beiden Kiefern je einen kräftigen Innentuberkel bekommen, ähnlich wie bei den Anoplotheriiden. Der obere Canin war vermuthlich ziemlich kräftig; auch waren wohl die oberen Incisiven noch erhalten. Die beiden mittleren Metapodien besaßen eine sehr beträchtliche Länge, die seitlichen müssen der Kleinheit der entsprechenden Facetten zufolge wenigstens in ihrem proximalen Theile bereits ziemlich rudimentär gewesen sein. Die proximalen Facetten von Metacarpale und Metatarsale III und IV sind ganz wie bei Dichobune, es war mithin die Organisation von Carpus und Tarsus noch ziemlich primitiv.

Wie Filhol[2] richtig bemerkt, beziehen sich auf diese Gattung die Cuvier'schen Namen Dichobune murinum, obliquum und parvulum. Auch Kowalevski[3] hat dieses Thier gekannt, eben so Pictet[4]; sein Oplotherium so wie sein Caenotherium Mülleri[5] sind zweifellos identisch mit Xiphodontherium. Zwischen dem zweiten und dritten unteren Pr befindet sich eine Zahnlücke, nur bei der kleinsten Art schließt der Pr_3 unmittelbar an den Pr_2 an und er-

[1] Filhol, Annal. des scienc. géol. T. VIII. 1877. pag. 198 fig. 317—323.

[2] Filhol, Mammifères des Phosphorites du Quercy. Toulouse 1882. pag. 116.

[3] Kowalevski, Anthracotherium. Palaeont. Bd. XXII. Taf. VIII Fig. 46.

[4] Pictet, Faune éocène du Canton du Vaud. pag. 64. pl. IV fig. 10—12. Oplotherium = Xiphodontherium primaevum.

[5] Idem. Supplement. pag. 182 pl. 26 Fig. 8—12. Auch bei P. Gervais ist Xiphodontherium abgebildet als Amphimoeryx = Caenotherium collotarsum pag. 162 pl. 35 fig. 2. Taf. V Fig. 26 stellt den Unterkiefer von Xiphodontherium parvulum Filhol sp. dar.

scheint auch als lange Schneide. Eine selbständige Gattung repräsentirt das »Caenotherium Renevieri« Pictet[1]. Seinen Oberkieferzähnen nach — dieselben tragen den unpaaren Mond in ihrer Vorderhälfte — kann über die Verwandtschaft zu Xiphodontherium kein Zweifel bestehen. Die unteren M sind sehr merkwürdig; es ist der erste Innenmond ein wenig nach hinten gerückt, wodurch der Ausgang des ersten Thales sehr deutlich wird, wie bei Lophiomeryx. Bei Caenotherium dagegen ist der zweite Innenmond etwas — und zwar nach vorn zu — verschoben. Es bilden also Caenotherium und die vorliegende Form gewissermaßen zwei entgegengesetzte Extreme, zwischen welchen Xiphodontherium in der Mitte steht bei der normalen Stellung seiner Innenmonde. Die Prämolaren ähneln denen von Caenotherium, sind mithin viel kürzer und noch ursprünglicher als bei Xiphodontherium. Der untere Canin hat eine relativ beträchtliche Größe.

Die Gelociden.

Der Stamm der Gelociden ist charakteristisch durch die echt selenodonte Bezahnung, wobei die Backzähne noch kräftige Leisten auf Innen- oder Außenseite entwickeln und durch die Verschmelzung der mittleren Metapodien zu einem Canon, womit zugleich das Verschwinden der Seitenzehen verbunden ist.

Höchst wahrscheinlich begann dieser Stamm mit Formen, die noch fünftuberkuläre Oberkiefermolaren und zweifellos auch noch wohl entwickelte Seitenzehen besaßen, im Ganzen somit dem Genus Dichobune sehr nahe kamen. Doch ist die Lücke zwischen diesem und dem zeitlich und morphologisch unter den europäischen Formen am nächsten stehenden Gelocus so bedeutend, dass wir wahrscheinlich zur Ausfüllung derselben amerikanische Formen zu Hilfe nehmen müssen — im Zahnbau freilich schließt sich Gelocus ziemlich eng an Dichobune an, abgesehen von den oberen M —. Solche Formen sind auch in der That vorhanden in obereocänen oder oligocänen Ablagerungen. Es sind die Gattungen Homacodon[2], Oromeryx, Eomeryx und Parameryx. Leider muss ich mich hier auf Wiedergabe der ganz flüchtigen und überdies zum Theil anscheinend irrigen Mittheilungen

[1] Pictet, Supplément. pag. 181 pl. 26 fig. 1—4; fig. 5—7 wohl specifisch verschieden.

[2] Marsh, Introduction. pag. 38.

des Professor MARSH beschränken, da ich meine eigenen Beobachtungen dem von ihm mir abverlangten Versprechen zufolge nicht benutzen darf.

Homacodon soll im Zahnbau Ähnlichkeit haben mit Dichobune. Die oberen M tragen einen fünften Mond in der hinteren Hälfte. Oben und unten ist ein Pr_4 vorhanden. Die Zähne erinnern noch sehr an die Bunodonten. Zehenzahl gleich 4. Im Dinocerasbed.

Eomeryx steht angeblich dem Hyopotamus nahe und besitzt gleich diesem vier Zehen. Die Monde sind schon viel deutlicher als bei Homacodon. Findet sich in dem etwas jüngeren Diplacodonbed.

Parameryx soll hinten nur noch drei Zehen haben. Ebendaher.

Oromeryx wird für einen Repräsentanten der Hirsche gehalten. Ebendaher.

Der erste zweifellos echte Ruminantier Europas ist der schon erwähnte Gelocus[1]. Die Bezahnung ist sehr hirschähnlich, der fünfte Tuberkel der oberen M ist bereits verschwunden, die Tuberkel selbst sind schon zu deutlichen, wenn auch noch sehr plumpen Monden geworden. Die Ausgänge der Thäler der unteren Molaren lassen sich noch sehr deutlich erkennen und stimmen mit denen von Dichobune. Die Prämolaren sind gleich denen von Dichobune höchst einfach und sehen auch denen dieses letzteren Thieres ziemlich ähnlich, nur tragen sie den Charakter der Selenodonten an sich. Ihr Vorderrand ist verdickt, aus welcher Verdickung dann bei den Nachkommen des Gelocus eine Innenfalte wurde. Der untere Pr_4 ist ein ganz einfacher Stift geworden und hat sich auch schon an den Pr_3 angeschlossen; der obere Pr_4 fehlt. Der obere Canin hat sich in eine lange, dünne aber breite Klinge verwandelt, der untere schon nahezu die Gestalt eines Incisiven angenommen. Die oberen Incisiven fehlen bereits. Es ist mithin Gelocus den echten Ruminantiern schon außerordentlich nahe gerückt. In Bezug auf Carpus und Tarsus verhält sich derselbe ebenfalls fast ganz wie die Wiederkäuer. Magnum und Trapezoideum sind innig verschmolzen; eben so Cuboideum und Naviculare. Die Cuneiformen scheinen sämmtlich frei zu sein. Am Hinterfuße können bereits Metatarsale III und IV mehr oder weniger innig sich verbinden, dagegen bleibt die Verbindung der entsprechenden Metacarpalien eine noch ziemlich lose.

[1] KOWALEVSKI, Gelocus. Palaeontographica. Bd. XXIV. pag. 145 Taf. 28, 29.

Die seitlichen Metapodien sind nicht bloß viel dünner geworden, sondern sogar schon in der Mitte aufgelöst und somit nur als distale und proximale Reste erhalten. Gelocus findet sich im oligocänen Kalke von Ronzon, im Eocän von Hordwell und, allerdings selten, auch in den Phosphoriten des Quercy, hier sogar in drei verschieden großen Arten. Von einer derselben dürften vielleicht die Taf. I Fig. 26, 27, 35, 36, abgebildeten Metatarsalien herrühren, bei welchen noch keine Verschmelzung erfolgt ist.

Das Rutitherium — Dorcatherium Nouleti — Filhol[1] gehört eher in die Nähe von Gelocus als in die der Traguliden, da ihm die für diese letzteren so charakteristischen Leisten in der Vorderhälfte der unteren Molaren vollständig zu fehlen scheinen und auch die Prämolaren sich viel mehr denen der Cerviden nähern. Die Molaren selbst sind noch ziemlich plump, doch nicht mehr so bunodontenähnlich wie bei Gelocus. Der untere Pr_1 hat außer dem kräftigen Innentuberkel eine kurze Innenleiste zwischen diesem und dem Vorderrande und eine zweite noch schwächere zwischen Innenhöcker und dem Hinterrande. Gegenüber Dichobune zeigt sich auch ein Fortschritt, in so fern die Verbindung des erwähnten Innentuberkels mit dem Außentuberkel viel inniger ist. Nach Filhol ist im Unterkiefer ein isolirter Pr_4 vorhanden und steht demnach Rutitherium in dieser Beziehung auf einem primitiveren Standpunkte als Gelocus. Ein leider nur sehr unvollständig bekannter, aber zweifellos echter Ruminantier ist das »Xiphodon gelyense« P. Gervais[2]. Von Xiphodon ist dieses Thier natürlich sehr weit verschieden. Seine Molaren — es ist überhaupt nur ein Unterkiefer beschrieben — stimmen ganz mit denen von Prodremotherium und steht diese Form mithin höher als der fast noch bunodonte Gelocus. Dafür hat aber der Pr_1 außer des Innentuberkels keine weiteren Verstärkungen der Innenseite und erscheint somit in dieser Beziehung Gelocus als der weiter entwickelte Typus. Ich schlage als Gattungsnamen die Bezeichnung Phaneromeryx vor.

Ich erwähne hier auch das merkwürdige Bachitherium[3] zum

[1] Filhol, Annales sciences géologiques. T. VIII. 1877. pag. 245 pl. 13 fig. 281—283.

[2] P. Gervais, Zool. et Pal. franc. pag. 159 pl. 15 fig. 4. Siehe Anhang.

[3] Filhol, Memoires sur quelques mammifères des Phosphorites. Toulouse 1882. pag. 124 und Annales des sciences géol. T. VIII. 1877. pag. 236 pl. 11 fig. 257, pl. 21.

Theil früher von Filhol als Gelocus bestimmt. Die Molaren gleichen denen der echten Cerviden, nur ist die Höhe der Krone noch sehr gering. Die oberen sind äußerst einfach, rauh, mit starken Vertikalrippen auf Außenseite und starkem Basalband auf Innenseite, aber ohne Basalpfeiler. Auch die oberen Pr sind sehr einfach gebaut, jedoch stark in die Länge gezogen. Merkwürdig verhalten sich die unteren Prämolaren. Im Ganzen gleichen sie denen von Gelocus, der Innentuberkel hat sich aber zu einer bis zum Hinterrande verlaufenden Innenwand umgestaltet. Die Caninen und Incisiven stimmen absolut mit denen des genannten Genus. Der vierte untere Pr ist bereits verschwunden. Das Skelet ist ungefähr das gleiche wie bei Gelocus.

Ein vermuthlich direkter Nachkomme des Gelocus ist Prodremotherium[1] aus den Phosphoriten, jedoch höchst wahrscheinlich etwas jüngeren Alters als der Kalk von Ronzon. Gegenüber Gelocus erscheint Prodremotherium schon wesentlich fortgeschritten in der Richtung gegen die Hirsche. Im Gebisse besteht der Fortschritt im Verschwinden des vierten unteren Pr, in der Verstärkung der Innentuberkel der oberen Pr und in Vervollkommnung der bei Gelocus theilweise noch ziemlich undeutlichen Monde. Die unteren Pr stimmen völlig mit denen von Gelocus. An den unteren Molaren treten schwache Basalpfeiler auf, dessgleichen an den oberen; doch zeigen diese letzteren auch außerdem noch ein ziemlich starkes Basalband. Die mittleren Metapodien sind bereits verschmolzen, doch lassen sich namentlich am Vorderfuße die Nähte noch sehr wohl erkennen. Die seitlichen Zehen sind viel stärker reducirt als die des Gelocus, namentlich hat der proximale Theil starke Rückbildung erlitten. Am Metacarpale III ist die Facette für das Trapezoideum ganz deutlich abgesetzt von der des Magnum; außerdem zeigt sich noch sehr hübsch die ursprünglich so ausgedehnte Artikulation des Metacarpale III am Hamatum. Das Metacarpale IV lässt auf seiner Rückseite eine deutliche Facette für das Rudiment des Metacarpale V erkennen. Die Ulna wird in ihrer Mitte sehr dünn. Am proximalen Ende des Metatarsus reichen die Processus der Mt III und IV noch sehr weit hinauf, um den Anschluss an die entsprechenden Fortsätze des Cuboscaphoids zu erzielen, die bei der relativ noch sehr bedeutenden Höhe dieses Knochens sonst nicht mit dem Meta-

[1] Filhol, Ann. sciences géol. 1877. T. VIII. pag. 228 fig. 258—268 und pl. 22.

tarsus in Berührung treten könnten. Der proximale Theil des Metatarsale II ist als schuppenförmiges Griffelbein entwickelt und mit dem Canon ziemlich fest verwachsen; dagegen ist das Metatarsale V anscheinend noch immer frei. Die Artikulation dieses Mt V mit dem Cuboid erfolgt noch mittels einer ganz deutlichen Facette, eben so trägt auch noch das Mt II ganz ausschließlich das Mesocuneiforme. — Die zweifellos noch mit vollständiger Phalangenzahl versehenen distalen Hälften der seitlichen Metapodien konnten leider nicht beobachtet werden. — Der Fortschritt gegenüber Gelocus äußert sich, abgesehen von der Modernisirung des Gebisses, vor Allem in der Umgestaltung der Extremitäten in der Richtung nach dem Hirschtypus. Zweifellos spielt Prodremotherium in der Geschichte der Wiederkäuer eine ungemein wichtige Rolle, denn es lassen sich fast alle echten Ruminantier auf dieses Thier ungezwungen zurückführen.

Im Miocän erlangt die Gattung Palaeomeryx[1] eine sehr große Bedeutung. In Frankreich — St.-Gerand-le-Puy — sind dieselben gleichfalls sehr häufig und zwar sind es die gleichen Arten wie die von Weisenau und Eggingen, trotzdem für dieselben von den französischen Autoren eigene Gattungen — Dremotherium und Amphitragulus — aufgestellt worden sind[2]. Gleich dem Prodremotherium und allen bisher genannten Formen hatten auch die untermiocänen Palaeomeryx weder Geweihe noch Hörner. Das wichtigste Merkmal im Gebisse besteht in einer Leiste auf der Rückseite des ersten Außenmondes der Unterkiefermolaren, ein Merkmal, das schon an den Georgsgemünder Originalien H. v. Meyer's sehr deutlich zu erkennen[3] und auch in dessen Zeichnungen sehr gut zur Darstellung gebracht worden ist, von den französischen Forschern aber stets übersehen wurde, obwohl es auch den Formen aus St.-Gérand-le-Puy keineswegs abgeht. Die oberen Molaren zeigen noch ein schwaches Basalband, doch treten auch Basalpfeiler auf, die indess keine besondere Mächtigkeit erreichen. Die Pr des Unterkiefers erhalten außer den schon bei Prodremotherium vorhandenen Innenleisten noch eine neue zwischen Vorderrand und Innentuberkel. Dieser letztere selbst ist viel mächtiger und mit dem Außentuberkel viel inniger verbunden als bei Prodremotherium. Die vorderen Pr

[1] Hermann v. Meyer, Georgsgemünd 1834. pag. 92 Taf. IX und X.

[2] Nach meinen vergleichenden Studien an dem deutschen und französischen Materiale des Münchener Museum kann an der Identität dieser Genera und selbst der Arten kein Zweifel bestehen.

[3] Besonders gut zu sehen an Fig. 77.

des Oberkiefers sind noch massiver geworden. Im Allgemeinen haben die Backzähne ganz das Aussehen von Hirschzähnen, nur ist die Höhe der Zahnkronen noch viel geringer und unterscheiden sich die unteren M sehr leicht durch das erwähnte Wülstchen. Im Vergleich zu den Palaeomeryx-Zähnen des Obermiocän sind dieselben hier noch viel einfacher, namentlich fehlen den oberen M die merkwürdigen spornartigen Vorsprünge in den einzelnen Marken. Nach den französischen Autoren besteht der Unterschied von Amphitragulus und Dremotherium in der Existenz eines vierten Pr im Unterkiefer des ersteren. Außerdem scheinen auch die Zähne der typischen Dremotherium-Species massiver zu sein als die von Amphitragulus. Ich will auf diese Unterschiede nicht näher eingehen, so viel muss ich jedoch bemerken, dass das erstere Kriterium sehr hinfällig zu sein scheint, in so fern den mittelgroßen und den kleineren Amphitragulus-Arten der vierte Pr fast immer fehlt; derselbe kommt nur bei dem typischen Amphitragulus elegans und einem etwas kleineren vor. Es ist indess die Existenz dieses vierten Pr von großer Wichtigkeit für die Abstammung dieser Formen, denn da das genannte Prodremotherium nur noch drei Pr besitzt, so kann es wohl nicht mehr als Stammvater der Palaeomeryx mit vier Pr, wohl aber als der der Palaeomeryx mit drei Pr in Betracht kommen. Besser genügt das oben erwähnte Rutitherium Filhol den Anforderungen, die man an die Stammform der Palaeomeryx stellen kann. Es besitzt nämlich nicht bloß einen vierten Pr, sondern es sind auch alle Pr schon etwas komplicirter als bei Prodremotherium und kommen somit schon dem Palaeomeryx-Typus näher.

Von diesen untermiocänen Palaeomeryx sind alle Skelettheile überliefert. Die Vertheilung derselben auf die einzelnen Arten ist bei dem kleinen mir zu Gebote stehenden Materiale ein Ding der Unmöglichkeit. Die Verschiedenheit im Baue des Metatarsus und Metacarpus ist hier eine so große, dass eine Besprechung derselben nicht überflüssig sein dürfte, um so mehr als diese Palaeomeryx einzig und allein zur Zeit alle Ruminantier des europäischen Untermiocän repräsentiren.

Auf Dremotherium bezieht Gaudry[1] einen Vorderfuß, dessen seitliche Metatarsalien zwar nur als Griffel entwickelt, aber in der Mitte noch nicht durchbrochen sind. Die Verschmelzung der mitt-

[1] Enchainements. Mammifères fossiles. pag. 109 fig. 142.

leren Metacarpalien ist eine sehr innige. Ich bezweifle, ob dieses Stück wirklich zu Dremotherium gehört, da es von einer anderen Lokalität als St.-Gérand-le-Puy stammt. Bei den Amphitragulus- und Dremotherium-Extremitäten aus Weisenau, Eggingen und St.-Gérand-le-Puy sind zum Theil sehr deutliche Facetten für den proximalen Theil der seitlichen Metacarpalien am Canon zu erkennen, namentlich häufig ist die Facette für Mc V erhalten[1]. Ob bei diesen Formen zugleich auch der distale Theil noch entwickelt war, lässt sich nicht entscheiden, doch giebt es wenigstens in der Rheingegend Formen, bei welchen nicht bloß die distalen Partien der seitlichen Metacarpalien vorhanden waren, sondern sogar noch Phalangen getragen haben[2]. Leider ist von diesen Extremitäten der proximale Theil nicht bekannt, so dass es nicht sicher ist, ob auch noch proximale Reste der Seitenmetacarpalien vorhanden waren. Bei den großen Amphitragulus oder Dremotherium von St.-Gérand-le-Puy sind Facetten für den proximalen Theil der seitlichen Metacarpalien entweder sehr undeutlich oder fehlen ganz[3]. Die Verschmelzung der mittleren Metapodien ist bei allen Palaeomeryx eine sehr innige und sind die Canons, namentlich was die Artikulation mit dem Carpus betrifft, von denen der Hirsche nicht mehr zu unterscheiden. Besonders erwähnen möchte ich noch einige vordere Canons von St.-Gérand-le-Puy, in so fern sich dieselben durch die auffallende Plumpheit auszeichnen[4]. Sie gehören wohl einer der größten dort vorkommenden Palaeomeryx-Arten an, verhalten sich aber zu den übrigen größeren dortigen Canons wie die des Rindes zu denen des Edelhirsches. Es zeigen diese Canons die Facette für das Metacarpale V fast eben so deutlich wie die von Prodremotherium. Fast bin ich versucht, diese Stücke einer Form zuzuschreiben, die den Ausgangspunkt der Cavicornier bildete.

Es giebt also unter den miocänen Palaeomeryx, die doch wohl mit großer Berechtigung für die Stammeltern der Hirsche gelten können, möglicherweise eine drei- oder gar vierfache Verschiedenheit hinsichtlich der Seitenzehen:

1) Seitliche Metacarpalia nur als Griffel entwickelt, aber in der Mitte nicht durchbrochen — Gaudry's Original.

---

[1] Taf. IV Fig. 1.

[2] Taf. IV Fig. 7 aus Weisenau, Fig. 3. Braunkohle von Rott im Siebengebirge aus H. v. Meyer's Manuskript.

[3] Taf. IV Fig. 4, 8.

[4] Taf. IV Fig. 1.

2) Distale Partie erhalten mit voller Phalangenzahl, proximale nicht bekannt — Palaeomeryx medius von Weisenau und P. minor von Rott. Es könnte nun hier zweierlei der Fall sein: entweder verhalten sich diese Formen wie die heutigen telemetacarpalen Hirsche und ist sodann der proximale Theil verschwunden, oder es ist derselbe noch vorhanden, was freilich bis jetzt nicht durch direkte Beobachtung ermittelt worden ist.

3) Proximale Partie der seitlichen Metacarpalien erhalten, angedeutet durch Artikulationsflächen am Canon, viele Stücke aus St.-Gérand-le-Puy. Es kann indess diese proximale Partie nicht sehr kräftig gewesen sein, wesshalb wohl auf die Existenz einer stärkeren distalen Partie geschlossen werden darf, womit dann diese Gruppe eventuell mit dem zweiten Theil der zweiten Gruppe zusammenfiele. Jedenfalls ist die Wahrscheinlichkeit sehr groß, dass die Palaeomeryx zum großen Theil, wenn nicht sämmtlich, noch die distale Partie der Seitenzehen bewahrt haben. Es wäre demnach wohl möglich, dass die telemetacarpalen Hirsche von diesen Palaeomeryx ihren Ursprung genommen haben. Leider reicht das mir zu Gebote stehende Material aus St.-Gérand-le-Puy nicht aus, auf diese Frage näher einzugehen, da namentlich distale Reste der Seitenzehen, die daselbst zweifellos vorkommen werden, bisher bei den Aufsammlungen an dieser Lokalität, wie in Frankreich überhaupt, gänzlich vernachlässigt worden sind[1].

Die proximalen Theile der seitlichen Metatarsalien waren bei einigen Stücken, herrührend von einer kleineren Form, als kurze aber breite schuppenförmige Knöchelchen entwickelt, wie bei Prodremotherium. Gleichwie bei diesem war auch hier das Mt V noch frei und ist daher ausgefallen, während Metatarsale II schon am Canon festgewachsen erscheint. Das Mesocuneiforme ruht noch ausschließlich auf Mt II. Es giebt aber auch in St.-Gérand-le-Puy Formen, bei denen die Reduktion der Seitenzehen viel weiter fortgeschritten ist. So bildet Gaudry[2] einen Canon ab, an welchem die proximalen Enden der seitlichen Mt ganz fest verwachsen sind und unter dem von mir untersuchten Materiale finden sich sogar schon Canons, an welchen diese seitlichen Metatarsalien außerordentlich undeutlich geworden sind. — Vgl. Taf. III Fig. 11, 12, 19. — Zugleich werden

[1] Es bilden die französischen Aufsammlungen überhaupt, was Sorgfältigkeit anbelangt, einen sehr üblen Gegensatz zu denen der Amerikaner, denen selbst die kleinsten Knöchelchen nur höchst selten entgehen.

[2] Mammifères tertiaires. pag. 119 fig. 154.

die Processus am proximalen Theil der mittleren Metatarsalien immer kürzer und rückt das Mesocuneiforme immer mehr auf Metatarsale III.

Eine weitere sehr wichtige Erscheinung besteht auch darin, dass die Hand- und Fußwurzelknochen immer niedriger werden. Als Beispiel diene gleichfalls die Reihe Gelocus, Prodremotherium, Palaeomeryx (untermiocän), Palaeomeryx furcatus und Antilope.

Die Gattung Palaeomeryx setzt noch in einer Anzahl Arten ins Obermiocän fort und zwar differiren die Arten ganz auffallend in der Größe. Es giebt Formen — eminens — von der Größe des Edelhirsches bis zu solchen von der Größe des Caenotherium. Im Gebisse sind diese jüngeren Glieder ganz unbedeutend verschieden, nur werden die Basalpfeiler sehr mächtig, wofür aber das Basalband um so schwächer wird. Außerdem treten auch noch an den oberen Molaren eigenthümliche spornartige Vorsprünge auf, die in das Lumen der Marken hineinragen. Der obere Canin ist noch immer sehr mächtig und stellt eine säbelähnliche Klinge dar wie beim lebenden Hydropotes. Am genauesten bekannt ist das Skelet von Palaeomeryx-Prox-furcatus aus Steinheim[1]. Der proximale Theil der seitlichen Metacarpalien ist hier gänzlich geschwunden, wenigstens ist nicht einmal eine Spur einer Artikulationsfläche mehr wahrzunehmen; leider sind auch bis jetzt noch keine distalen Reste gefunden worden. Es wäre indess nicht unmöglich, dass solche überhaupt vollständig gefehlt hätten, denn Palaeomeryx furcatus selbst stellt einen Ausläufer des Hirschstammes dar, der wohl keine weiteren Nachkommen hinterlassen hat. Es wäre sodann diese Form den übrigen Gliedern in Bezug auf Modernisirung vorausgeeilt[2]. Auch die seitlichen Metatarsalien sind ganz innig mit dem Canon verschmolzen, das Cuboscaphoid hat relativ noch mehr an Höhe verloren und sind auch dem entsprechend die hinteren Processus der mittleren Metatarsalien noch kürzer geworden. P. furcatus ist der erste Cervide mit Geweih; dasselbe erscheint indess nur einfach gegabelt, wurde niemals abgeworfen und war wohl stets mit Haut bedeckt. Einen weiteren Fortschritt weist Dicrocerus elegans[3] auf, indem das charakteristische Palaeomeryx-Wülstchen sehr viel un-

[1] Fraas, Steinheim. pag. 34 Taf. VIII Fig. div., Taf. IX Fig. 8, 9, Taf. XI.

[2] Am Trapezoideum findet sich eine Facette für ein Trapezium.

[3] Rütimeyer, Fossile Hirsche. Taf. IX Fig. 42—43.

deutlicher geworden ist. Auch das Geweih ist stärker entwickelt und zeigt schon die Anfänge eines Rosenstockes.

Höchst wahrscheinlich war das Geweih ursprünglich ein einfacher Zinken, wie sich das noch bei jedem Individuum der lebenden Hirsche in der Jugend wiederholt, indess sind derartige fossile Hirsche zur Zeit noch nicht bekannt. Jedenfalls steht die Entwicklung des Geweihes mit der Stärke des oberen Caninen in umgekehrter Proportion, wenigstens sprechen hierfür die Verhältnisse bei den lebenden Cerviden: am stärksten ist der Canin bei dem geweihlosen Hydropotes, verhältnismäßig schwächer ist derselbe bei Moschus mit dem einfachen Geweih und bei den Formen mit stark verästeltem Geweih fehlt dieser Zahn völlig oder tritt nur mehr abnorm auf und zwar am häufigsten noch bei jungen Thieren im Milchgebisse, wo alsdann das Geweih noch fehlt, oder aus einfachen Sprossen besteht.

Ein Palaeomeryx mit auffallend hoher Krone und sehr komplicirten Pr ist der Micromeryx Flourensianus[1], ebenfalls aus dem Obermiocän. Es ist dies der fortgeschrittenste von allen bekannten Palaeomeryx. Die Kronen der Backzähne sind sehr hoch, die Prämolaren bedeutend verstärkt.

Echte Hirsche treten bereits im Mittelmiocän — Oberkirchberg bei Ulm — auf. Gegenüber Palaeomeryx zeigen sie in so fern einen Fortschritt, als die Krone der Molaren höher wird und die Basalpfeiler an Stärke zunehmen.

Noch häufiger werden dieselben im Obermiocän — neben Palaeomeryx — und Pliocän und zwar finden sich dieselben vorzugsweise in Deutschland. Es sind dies Cervus lunatus, haplodon und Bertholdi — dieser letztere vielleicht gleich dem C. Matheroni — pliocän —. Die Extremitäten derselben sind nicht bekannt und selbst die Vertheilungen der wenigen vorliegenden Geweihfragmente auf diese Arten ist eine durchaus unsichere[2]. Erst von Cervus

[1] Rütimeyer, Foss. Hirsche. Taf. X Fig. 14, 15. Fraas, Steinheim. pag. 41 Taf. VIII Fig. 18 bis 20, 24.

[2] Fossile Geweihe. Zu Dicrocerus elegans stelle ich Cervus dicranocerus Kaup Fig. 3 *a*, Gaudry, pag. 84 Fig. 93, ferner Geweihe aus Heggbach und von Freising. Dieselben sind, gleich denen des furcatus, bloß einfach gegabelt, aber stärker als diese. Zu furcatus rechne ich außer den Stücken aus Steinheim, Dinkelscherben und Günzburg allenfalls auch Cervus anocerus Kaup Fig. 2, und C. dicranocerus, ibid. Fig. 3 *c* von Eppelsheim, da furcatus daselbst wirklich vorkommt.

Cervus curtocerus Kaup Fig. 1 vielleicht zu Bertholdi.

Cervus trigonocerus Kaup Fig. 4 allenfalls zu lunatus.

Procervulus aurelianensis Gaudry, pag. 87 Fig. 100, Antilope

megaceros aus dem Diluvium kennen wir das ganze Skelet und dürfte derselbe den plesiocarpischen Hirschen beizuzählen sein, wenigstens sehen wir am Canon eine Facette für ein Metacarpale V.

Die an und für sich so wichtige Frage, ob die Hirsche des europäischen Tertiärs plesiocarpisch waren, wie der größte Theil der Hirsche der alten Welt, oder ob dieselben den telecarpischen Formen angereiht werden müssen, lässt sich zur Zeit auch nicht einmal annähernd beantworten.

Was die Modernisirung der Hirsche anlangt, so scheint dieselbe sich auf Erhöhung der Zahnkrone, Komplikation der Prämolaren, Reduktion oder Verlust der oberen Caninen und auf Verästelung des Geweihes zu beschränken, und zwar dürften diese Veränderungen in einem gewissen Verhältnisse zu einander stehen; so hat der geweihlose Hydropotes so wie Moschus, dessen Geweih in einfachen Sprossen besteht, noch stets einen kräftigen oberen Caninen, während bei den Hirschen mit stark verästeltem Geweih dieser Zahn nur noch abnorm auftritt. Die Komplikation der Prämolaren ist bei Alces, Tarandus und Coassus sehr weit fortgeschritten; die des Unterkiefers ahmen in ihrem Bau die Molaren nach, die oberen haben sich sehr verbreitert auf ihre Innenseite und stellen gewissermaßen Hälften von Molaren dar.

In Nordamerika finden sich im oberen Tertiär zwar Geweihe von Hirschen, Kiefer derselben sind indessen noch nicht mit Sicherheit ermittelt, wenigstens nähern sich die Gebisse des Dicrocerus Cope[1], Merycodus Leidy[2], Cosoryx Marsh[3] zweifellos eher den Antilopen — besonders dem lebenden nordamerikanischen Genus Antilocapra, als den Hirschen. Sie sind zugleich viel einfacher gebaut und schließen sich namentlich die Marken sehr bald, was bei den Hirschen erst in einem ziemlich späten Stadium der Abkauung auftritt. Das Gleiche dürfte wohl auch der Fall sein bei Blastomeryx Cope = Cosoryx gemmifer[4], trotzdem Cope denselben als Stammvater von Cervus und Cariacus betrachtet. Die von Marsh behauptete Existenz von Seitenzehen bei Cosoryx dürfte wohl mit

---

dichotoma P. Gerv. pl. 23 fig. 4 aus Sansan und Rütimeyer, Taf. I Fig. 2 bis 7, aus Reisenburg vielleicht zu C. haplodon.

[1] Cope, 100th Meridian. pag. 346 pl. 80 etc.

[2] Leidy, Extinct Fauna. pag. 162 pl. XIV fig. 9—10.

[3] Marsh, Introduction. pag. 40.

[4] Cope, Proceedings of the American Philosophical Society 1884. Paleontological Bulletin, No. 39. pag. 27.

Recht bezweifelt werden; die Hand hat Cope[1] abgebildet und zeigt dieselbe keine Spur von etwaigen Griffeln. Wenn auch die systematische Stellung dieser Formen noch nicht völlig klar gelegt erscheint, so können wir doch mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, dass wir hier einen eigenen Seitenzweig der Ruminantier vor uns haben, als dessen letzter Rest die merkwürdige nordamerikanische Gabelantilope zu betrachten ist. Die Verästelung des Geweihes ist bisweilen fast so stark wie bei den echten Hirschen. Wahrscheinlich war es von Hornmasse überzogen — den verwachsenen Haaren des Bastgeweihes. Für diese Annahme spricht die auffallende Glätte der von Cope und Leidy abgebildeten Geweihfragmente.

Ich habe bereits bei Palaeomeryx erwähnt, dass im Miocän von St.-Gérand-le-Puy ganz auffallend plumpe Canons vorkommen, die sehr an die von Rindern und manchen Antilopen erinnern. Ich bin daher versucht, diese Knochen den wirklichen Vorläufern der Antilopiden zuzuschreiben.

Die erste echte Antilope findet sich im Obermiocän von Sansan. Es ist Antilope Cordieri oder recticornis. Von Dremotherium unterscheidet sie sich schon durch die relativ bedeutende Höhe der Zahnkrone. Die Hornzapfen sind einfache Kegel. Die Extremitäten zeigen im Vergleich zu Palaeomeryx wesentliche Fortschritte. Die aufsteigenden Processus des Metatarsus sind noch schwächer geworden, die Seitenzehen kaum mehr wahrnehmbar, die proximalen Facetten sämmtlich in einer Ebene.

Über den genetischen Zusammenhang der einzelnen Antilopen-Genera, so wie über die Herkunft der Bovina und Ovina dürfte kaum mehr ein Zweifel bestehen. Ich möchte nur noch erwähnen, dass im Pliocän die Zahnkrone im Allgemeinen noch niedriger ist wie bei den recenten Formen. Doch verhalten sich in diesem Punkte auch die lebenden Antilopen sehr verschieden; so hat Antilope rupicapra ziemlich niedrige Krone. Einige Formen, z. B. Antilope Corinna, haben am Vorderfuße sogar noch sehr lange Griffelbeine und sind solche nach Gaudry — Enchainements — selbst noch beim Steinbock und beim Schafe — wohl abnorm — vorhanden. Tragocerus amaltheus hat sogar nach Gaudry Fig. 144 noch ein freies aber sehr kurzes Metacarpale V. Wann zuerst die Bildung echter Hörner erfolgt sein dürfte, wissen wir nicht, doch haben jedenfalls zwischen dem hornlosen Dremotherium und der gehörnten

[1] Cope, American Naturalist 1881. pag. 547 fig. 10.

Antilope von Sansan eine Anzahl Zwischenformen existirt, bei denen allmählich die ursprünglich unbedeutenden Stirnzapfen an Höhe gewannen.

Gegenüber den Hirschen zeigen die Antilopiden, Boviden und Oviden sowohl im Gebisse als im Extremitätenbau bedeutende Fortschritte. Bei gar allen ist die Krone verhältnismäßig höher, wenn nicht ganz prismatisch; der vierte Prämolar so wie Caninen fehlen vollständig. Die eigentliche Heimat der Gelociden ist zweifellos in Europa zu suchen. Die Zahl der außereuropäischen Formen ist, von denen der Siwalikfauna abgesehen — die sich aufs engste an die europäischen anschließen —, äußerst gering, es bleiben eigentlich nur die wenigen eocänen Gattungen Eomeryx, Oromeryx und Parameryx, und die jungtertiären Merycodus, Cosoryx, Leptomeryx und Antilocapra. Auf jeden Fall dürfen wir die Hirsche, Rinder, Antilopen und Schweine mit mindestens eben so viel Berechtigung für die alte Welt in Anspruch nehmen, als es die Amerikaner mit den Pferden thun und auch bezüglich der Tylopoden und Rhinoceriden zu thun berechtigt wären.

Die Traguliden.

Die Traguliden zeichnen sich aus durch den Besitz von vollständigen Seitenzehen und durch die sehr einfach gebauten Prämolaren. Dieselben stellen fast ganz einfache Schneiden dar, nur die hinteren besitzen einen mehr oder weniger starken Innentuberkel, der am oberen Pr_1 wie bei allen Artiodactylen zu einem kräftigen Monde entwickelt ist. Die Monde der Molaren sind sehr plump, die oberen M haben ein sehr starkes Basalband, aber niemals einen Basalpfeiler; ein fünfter Tuberkel fehlt bei allen echten Traguliden. Die unteren M sind außerordentlich charakteristisch. Sie haben in der vorderen Hälfte auf jedem Monde eine starke, von der Spitze nach hinten zu herablaufende kammförmige Leiste. Die Backzähne werden niemals prismatisch und zeigen eine sehr rauhe Oberfläche. Der obere Canin bildet sich zu einer säbelförmigen, langen aber dünnen Klinge um, der untere wird zu einem vierten Incisiven. Obere Incisiven fehlen. Der Schädel ist noch sehr primitiv gebaut, er bekommt niemals ein Geweih oder Hörner. Ulna und Radius sind vollständig getrennt, die Fibula ist in der Mitte durchbrochen oder nur sehr dünn und verwachsen ihre Enden mit der Tibia. Im Carpus verschmelzen Magnum und Trapezoideum wie bei den echten Wieder-

käuern, im Tarsus aber erreichen die Traguliden eine noch weiter gehende Modifikation, indem nicht bloß Cuboid und Naviculare, sondern sogar noch Cuneiforme II und III zu einem einzigen Knochen sich vereinigen. Der proximale Theil der seitlichen Metapodien kann resorbirt werden, die Verschmelzung der mittleren Metapodien ist im Metatarsus inniger als im Metacarpus.

Im Ganzen stellen somit die Traguliden einen sehr primitiv organisirten Zweig der Selenodonten dar. Ihre Abstammung ist noch sehr wenig aufgeklärt, von Gelocus dürfen sie auf keinen Fall abgeleitet werden, da bei diesem die Reduktion der Extremitäten und die Komplikation der Prämolaren schon viel weiter fortgeschritten ist, eher kämen hier der erwähnte Homacodon oder Eomeryx[1] Marsh — beide aus dem älteren Tertiär von Nordamerika in Betracht, doch sind dieselben noch zu wenig bekannt, als dass sich etwas Bestimmtes ermitteln ließe.

Aus den Phosphoriten des Quercy kenne ich zwei selenodonte Artiodactylen, die Gattungen Lophiomeryx[2] und Cryptomeryx[3], die wenigstens in gewisser Beziehung sich den Traguliden zu nähern scheinen. Jedenfalls aber stellen sie eine bald erlöschende Seitenlinie dar.

Lophiomeryx mit der typischen Art L. Chalaniati, besitzt ganz einfach gebaute Oberkiefermolaren mit vier Monden und einem starken Basalband, aber ohne Pfeiler; die unteren M sind in so fern merkwürdig gebaut, als der vordere Innenmond nur als einfacher Kegel entwickelt ist; derselbe ist mit dem normal gebauten zweiten Innenmonde sehr innig verbunden. Die ursprünglichen Ausgänge der Thäler sind hier besser erhalten als bei allen anderen Selenodonten, das erste öffnet sich vor dem ersten Innentuberkel, das zweite hinter dem zweiten Innenmonde. Die Tragulidenleisten fehlen vollständig. Die Prämolaren sind sehr einfach gebaut. Sie stellen Schneiden dar mit je einem kurzen Innentuberkel von ganz der gleichen Beschaffenheit wie bei den Hirschen. Die sekundären Innenleisten fehlen noch vollständig und sind diese Prämolaren mithin ganz ähnlich denen von Dichobune. Der Unterschied besteht darin, dass der Wiederkauercharakter sehr deutlich in ihnen ausgesprochen erscheint. Der vierte Pr ist in beiden Kiefern einwurzlig und von

[1] Introduction. pag. 39.

[2] Filhol, Ann. scienc. géol. T. VIII. 1877. pag. 225. Rütimeyer, Fossile Hirsche II. pag. 60 Taf. VIII Fig. 23—28.

[3] Siehe Anhang.

dem folgenden Pr getrennt. Die vorderen D stimmen völlig mit den sie ersetzenden Pr, sind aber mehr in die Länge gezogen. Der untere Canin ist bereits ganz incisivenartig geworden. Die Schneidezähne gleichen denen der Cerviden. Ich stelle hierher die Taf. II Fig. 13, 14 abgebildeten Metatarsalien. Dass dieselben keinem Bunodonten angehören können, sondern einem Selenodonten zugeschrieben werden müssen, geht aus ihrer Struktur unzweifelhaft hervor. Da jedoch kein anderer größerer Selenodont in den Phosphoriten vorkommt, dem dieselben etwa sonst noch zugetheilt werden könnten, so glaube ich dieselben vorläufig mit Lophiomeryx vereinigen zu können, um so mehr, als es auch von vorn herein sehr wahrscheinlich ist, dass eine Form mit so sonderbarer Bezahnung auch eine eigenthümliche Organisation der Extremitäten zeigen würde. Auch Gaudry bildet solche Metatarsalien ab. Die Verschmelzung der mittleren Metatarsalien hat noch gar nicht begonnen, dagegen scheinen die beiden seitlichen schon ziemlich schwach geworden zu sein, wenigstens sind nur sehr kleine Facetten an Mt III und IV zu bemerken. Mit dieser Organisation des Metatarsus würden freilich die zahlreichen mir vorliegenden Cuboscaphoide schlecht übereinstimmen, in so fern dieselben vollkommen verwachsen sind. Indess existirt unter dem Material aus dem Quercy keine weitere Form von der Größe und dieser Individuenzahl als Lophiomeryx und müssen diese Knochen daher doch wohl hierher bezogen werden. Am Cuboid ist noch eine kleine Artikulationsfläche sichtbar für Metatarsale V, ganz wie bei Prodremotherium.

Cryptomeryx n. g. = Lophiomeryx Gaudryi Filhol[1] hat sehr ähnliche Unterkiefermolaren, nur zeigen dieselben, wie bei den Traguliden, eine Leiste am Innenmonde, auch sind sehr kräftige Basalpfeiler vorhanden. Außerdem stehen die Zähne ungemein schräg nach vorn geneigt. Die oberen Molaren haben noch einen fünften Mond. Die unteren Pr sind weniger komplicirt als bei dem vorigen; es ist nur ein Innentuberkel am Pr_1 — nur dieser bekannt —, der sich zu einer bis zum Hinterrande verlaufenden Lamelle umgestaltet hat. Der vorderste Pr — Pr_1 — ist ganz einfach und steht isolirt.

Das bei Gelocus näher besprochene Bachitherium aus den Phosphoriten hat in so fern einige Ähnlichkeit mit Hyaemoschus, als seine Unterkieferprämolaren ihren Innentuberkel zu einer

[1] Filhol, Ann. sc. géol. T. VIII. pag. 227 fig. 279, 280. Siehe Anhang!

Innenwand umgestaltet haben, wie bei diesem, doch sind zugleich auch die für den Cervidenstamm so charakteristischen Innenleisten vorhanden. Die oberen Pr haben allerdings auch einige Anklänge an Hyaemoschus, in so fern die Innentuberkel schwach entwickelt und die Zähne selbst stark in die Länge gezogen erscheinen. Die Molaren weisen jedoch auf die Cerviden hin.

Näher kommt den Traguliden die Gattung Leptomeryx[1] aus dem Miocän von Nebrasca. Molaren und Prämolaren zeichnen sich wie bei diesen durch ihre sehr rauhe Oberfläche aus: von den unteren Prämolaren hat der letzte Pr einen großen zweiten Innentuberkel, die übrigen sind sehr einfach. An den oberen Pr — deren vier vorhanden sind — ist je ein sehr starker Innenhöcker wahrzunehmen. Den unteren M fehlen die für die Traguliden so wichtigen Leisten an den beiden Monden der vorderen Zahnhälfte. Nach Cope sind vier getrennte Metacarpalia, jedoch nur zwei Metatarsalia vorhanden; diese letzteren bilden außerdem einen Canon. Mt II und V sind nur als Griffel entwickelt. Die Fibula ist bereits durchbrochen, die Ulna aber vollständig erhalten. Cuboid und Naviculare sind verschmolzen, die Cuneiforme III und II unter sich dessgleichen, aber nicht mit den ersteren. Cuneiforme I fehlt. Magnum und Trapezoideum sind vereinigt, Trapezium fehlt. Diese Form verleitet wohl Cope dazu, die Traguliden von den Oreodontiden abzuleiten; gegen diese Annahme spricht natürlich der komplicirte Bau der Oreodon-Prämolaren. Leptomeryx selbst ist auf jeden Fall nur der Überrest gewisser Mittelformen zwischen den Traguliden und Cerviden. Die wahrscheinlich den Traguliden nahestehenden Eomeryx und Oromeryx Marsh[2] habe ich pag. 61 erwähnt, doch darf ich leider hierüber keine weitere Mittheilung machen.

Eine ähnliche Form scheint auch Hypertragulus[3] zu sein, von dem indessen nur die Extremitäten beschrieben sind. Dieses Thier besitzt getrennte Metapodien. Metatarsale II und V sollen fehlen, dagegen Metacarpale II und V erhalten sein. Cuboscaphoid entwickelt. Die Cuneiformen sind frei.

Das Dorcatherium Nouleti Filhol[4] hat mit den Tragu-

[1] Leidy, Extinct Fauna of Nebrasca. pag. 165 pl. XIV fig. 1—8. Cope, Paleontological Bulletin. No. 39. pag. 23.

[2] Marsh, Introduction. pag. 38.

[3] Cope, Paleontological Bulletin. No. 39. pag. 24.

[4] Dasselbe ohnehin nur sehr ungenügend abgebildet und beschrieben, ist auf keinen Fall ein Tragulide. Überhaupt kenne ich keine sicher zu diesen gehörige

liden nichts zu schaffen. Der erste echte Tragulide ist Hyaemoschus crassus[1] aus dem Obermiocän von Sansan und Süddeutschland, daneben findet sich noch eine kleinere Art der Guntianus H. v. M.[2] Beide sind von dem recenten H. aquatilis sehr wenig verschieden, abgesehen von ihren Dimensionen. Bei Hyaemoschus verschmelzen die Metacarpalien niemals zu einem Canon, wie bei Tragulus. Es stellt dieser letztere mithin einen fortgeschritteneren Typus dar im Vergleich zum ersteren, steht jedoch hinwiederum hinter diesem zurück, in so fern die Prämolaren noch viel einfacher gebaut sind; auch ist die Fibula bei Tragulus noch vollständiger als bei Hyaemoschus; sie ist noch ihrer ganzen Länge nach erhalten; bei dem letzteren aber nur noch durch die mit der Tibia verschmolzenen proximalen und distalen Enden repräsentirt. Wahrscheinlich hatten die Gattungen Hyaemoschus und Tragulus einen gemeinsamen Stammvater mit noch sehr einfach gebauten Prämolaren und vollständiger Fibula wie bei Tragulus und mit noch freien Metacarpalien wie Hyaemoschus.

Gegenüber den übrigen vierzehigen Artiodactylen erscheint die Gruppe der Traguliden bedeutend fortgeschritten, denn die Verbindung der seitlichen Metapodien mit dem Carpus, beziehungsweise Tarsus, ist nur noch sehr lose, doch legt sich das Metacarpale II noch direkt an das Trapezoideum an, nicht wie bei Sus unter das proximale Ende des Mc III. Die Verwandtschaft der hier genannten Formen unter sich und den echten Ruminantiern gegenüber lässt sich in folgender Weise veranschaulichen, doch kann dieses Schema bei der Dürftigkeit unserer Kenntnisse auf allzu große Genauigkeit keinen Anspruch machen (vgl. pag. 78).

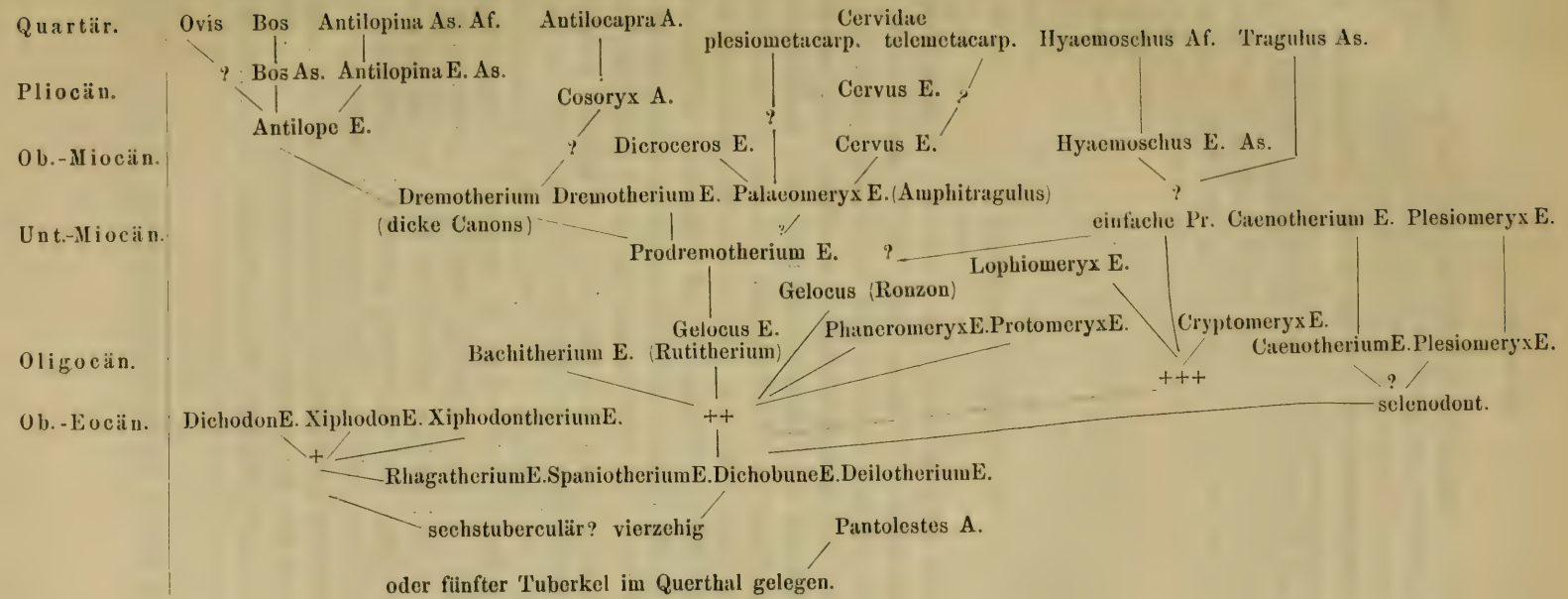
Form aus den Phosphoriten. Ich vermuthe, dass das Filhol'sche Dorcatherium dem Gelocus ziemlich nahe steht. Das untrüglichste Merkmal der Traguliden, die beiden Leisten auf den ersten Monden der unteren Molaren ist eben den französischen Autoren, selbst Milne-Edwards, entgangen, sonst könnte er unmöglich Dremotherium und Amphitragulus mit Hyaemoschus in Beziehung bringen.

[1] Milne-Edwards, Chevrotains. pag. 127 pl. XI fig. 2, pl. XII.

Ob das Dorcatherium Naui Kaup — Oss. foss. pag. 91 Taf. XXIII — von Hyaemoschus generisch verschieden sei oder nicht, will ich nicht entscheiden. Jedenfalls ist die Anwesenheit eines so rudimentären Pr_4 im Unterkiefer kein Grund hierfür, denn es treten solche Zähne nicht allzu selten, namentlich bei Männchen, als atavistisches Merkmal auf.

[2] Rütimeyer, Geschichte der Hirsche II. pag. 78, will diese Art kassiren, indess mit Unrecht, freilich waren den echten Dorcatherium-Zähnen noch Palaeomeryx-Zähne beigemischt, als dieser Forscher die Wetzler'sche Sammlung studirte.

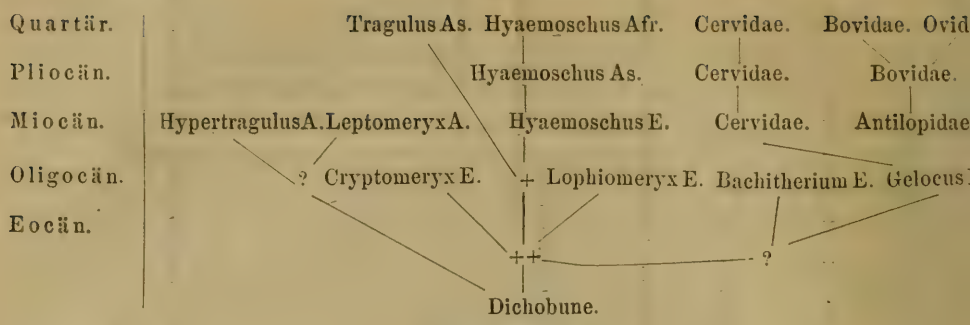
Stammtafel der Dichobuniden.



\+ Fünftuberculär, einfache M und Pr, seitliche Metapodien vollständig.

++ Gelocus mit vier Pr, dieselben ganz einfach, seitliche Metapodien noch nicht in ihrer Mitte durchbrochen, noch keine Verschmelzung im Carpus oder Tarsus.

+++ Sehr einfache Pr, Molaren etwas mehr bunodont, obere mit fünftem Tuberkel, vierzehig.



\+ Viertuberculär und vierzehig.
++ Fünftuberculär und vierzehig.

Die Anthracotheriidae.

Diese Gruppe der Artiodactylen hat ihren Ursprung jedenfalls zu einer Zeit genommen, als Selenodonten und Bunodonten noch nicht geschieden waren. Dafür, so wie für ihr hohes Alter spricht der Umstand, dass der Selenodontencharakter noch nicht scharf ausgeprägt ist, so fern überhaupt die Tuberkel sich nach dem Mondtypus umgestaltet haben; ferner die Fünfzahl der Tuberkel bei weitaus den meisten Gliedern dieses Stammes, der einfache Bau der Prämolaren, die primitive Anordnung der Carpalien und Tarsalien, die Beschaffenheit der meist in der Vierzahl vorhandenen Metapodien. Verschmelzungen kommen weder im Carpus noch im Tarsus vor. Die älteste hier etwa außer Achaenodon — pag. 39 — in Betracht kommende Form ist Choeropotamus[1] aus dem Pariser Gipse und den gleichaltrigen Ligniten von Débruge. Die Molaren sind jedenfalls eher bunodont als selenodont; die oberen M besitzen noch einen fünften Tuberkel, in der vorderen Zahnhälfte befindlich, der letzte M des Oberkiefers ist noch in seiner Hinterhälfte ganz bedeutend vereinfacht. Die zahlreichen Zwischenhöcker gleichen in ihrer Anordnung ganz denen der echten Suiden. Die vorderen Pr nähern sich noch ganz der Struktur von entsprechenden Carnivorenzähnen, eben so die Caninen. Dagegen hat der hinterste Pr des Oberkiefers schon einen zweiten Außentuberkel erhalten, ferner ist auch der vierte Pr des

[1] P. Gervais, Zool. et Pal. françaises. pag. 195 pl. 32 Fig. 1—8, pl. 31 Fig. 1—6.

Unterkiefers verschwunden und sind die Incisiven sehr klein und schaufelförmig geworden, so dass also Choeropotamus gegenüber dem unten zu besprechenden Anthracotherium in diesen Stücken bereits ziemlich modernisirt erscheint. Die Zehenzahl war jedenfalls vier. Direkte Nachkommen hat dieses Thier wohl kaum hinterlassen, es ist vielmehr ein etwas veränderter Überrest der Stammformen von Anthracotheriiden einerseits und Suiden andererseits. Jedenfalls steht es den eigentlichen Schweinen sicher eben so nahe als den Anthracotheriiden, doch bespreche ich es hier nach Kowalevski's Vorgang.

Anthracotherium[1] besitzt noch einen vierten Pr im Unterkiefer und zwar ist derselbe von seinem Nachbar getrennt. Die Prämolaren sind äußerst einfach gebaut, sie unterscheiden sich von Fleischfresserzähnen nur durch die bedeutende Rauhigkeit ihrer Oberfläche. Caninen und Incisiven sind sehr groß, die letzteren schaufelförmig gestaltet. Die oberen M haben in ihrer Vorderhälfte einen dritten — mithin fünften — Tuberkel. Die Beschaffenheit dieser Tuberkel ist eine derartige, dass man eben so gut von Höckern als von Monden sprechen kann. Die unteren Molaren zeichnen sich dadurch aus, dass der erste Innentuberkel, wie bei Dichobune, das erste Querthal nicht völlig sperrt, sondern etwas nach hinten geschoben ist. Das gleiche Verhalten zeigt auch Hyopotamus. Die Seitenzehen sind ziemlich dünn geworden und haben auch zugleich eine beträchtliche Verkürzung erlitten. Es reicht diese Gattung vom Oligocän bis ins Untermiocän.

Hyopotamus[2] hat im Zahnbau im Vergleich zu Anthracotherium ziemlich weitgehende Modernisirung erfahren. Es hat sich zwar noch der fünfte Tuberkel auf den oberen M erhalten, dafür haben sich aber die Tuberkel schon zu einer Art Monde umgestaltet. Auffallend ist die bedeutende Länge der Kiefer und der beträchtliche Abstand der vierten Pr von den ziemlich unansehnlich gewordenen Caninen und den übrigen Pr. Die Prämolaren sind äußerst einfach gebaut. Die seitlichen Metacarpalien und Metatarsalien sind

---

[1] Kowalevski, Palaeontographica Bd. XXII.

[2] Idem. Philosophical Transactions 1873. Filhol, Ann. scienc. géol. T. XII. 1882. pag. 85 div. pl. Der nur zweizehige Hyopotamus von Hordwell — Diplopus genannt — dürfte wohl mit Dichodon cuspidatus Owen identificirt werden; keinesfalls ist es ein Hyopotamide.

fast eben so stark wie die beiden mittleren und hat sich Hyopotamus in dieser Beziehung dem Anthracotherium gegenüber sehr wenig von der ursprünglichen Stammform entfernt. Die geologisch etwas jüngeren Hyopotamen Nordamerikas zeigen eine geringe Komplikation der Prämolaren.

Der Hyopotamus crispus aus den Ligniten von Débruge P. Gerv. pl. 32 fig. 9 dürfte wohl als Repräsentant eines selbständigen Genus aufzufassen sein, das zugleich den Übergang vermittelt zu dem Anoplotheriumstamme. Der Hyopotamus vectianus Owen dagegen könnte recht wohl der Stammvater der unter dem Namen Ancodus bekannten Formen aus Ronzon sein. Der Hyopotamus Gresslyi[1] Rütimeyer muss aller Wahrscheinlichkeit nach hier völlig abgetrennt und wohl eher zu den Rhagatherien oder Anoplotheriiden in Beziehung gebracht werden.

Ein genetischer Zusammenhang zwischen den drei genannten Formen ist auf jeden Fall ausgeschlossen, es dürften dieselben vielmehr sämmtlich als Endglieder eines uns noch sehr wenig bekannten Stammes zu betrachten sein. Jede dieser Formen zeigt im Vergleich zu den übrigen gewisse Fortschritte, entweder im Gebisse oder in der Beschaffenheit der Extremitäten, die indess wieder durch die Anwesenheit mancher primitiver Charaktere aufgehoben werden.

Merycopotamus[2] aus den Siwalik-Hügeln ist ein Hyopotamus, der den fünften Tuberkel verloren hat. Derselbe stammt auch wohl direkt von dieser Gattung und zwar wahrscheinlich von dem nordamerikanischen Vertreter derselben ab. Die Zahl der Prämolaren scheint noch vier zu sein. Die Caninen haben eine ziemliche Größe. Die Zahnreihe ist bereits geschlossen.

Mit diesem Genus erlischt der selenodonte Anthracotheriumstamm. Bunodonte Anthracotheriiden sind:

Entelodon[3] im Kalke von Ronzon. Die Backzähne sind vollkommen nach dem bunodonten Typus gebaut, doch fehlen die sekundären Höcker des Schweinezahnes am Vorder- und Hinterrande. Die Prämolaren weisen einen sehr einfachen Bau auf, die Caninen sind

---

[1] Rütimeyer, Eocäne Säugethiere. pag. 68 Taf. V Fig. 64—66. Pictet, Supplement. pl. 24 fig. 4—7. Ist vermuthlich identisch mit Metriotherium.

[2] Falconer, Fauna antiqua Siwalensis. pl. 62, 67, 68.

[3] Kowalevski, Palaeontographica. Bd. XXII. Filhol, Ann. sc. géol. T. XII. pag. 190 pl. 27—29.

von ziemlicher Größe und ähneln solchen von Fleischfressern. Die oberen M haben Zwischenhöcker.

Die Reduktion der Seitenzehen ist außerordentlich weit fortgeschritten; es werden dieselben nur mehr durch ungegliederte Stummel repräsentirt. Verwachsung von Cuboid und Naviculare findet selbstverständlich eben so wenig statt wie bei irgend einem anderen Anthracotheriiden. Das amerikanische Entelodon[1] unterscheidet sich von dem europäischen schon durch den relativ einfachen Bau der Molaren. Zwischenhöcker fehlen gänzlich, dagegen tragen die M des Oberkiefers einen fünften Tuberkel, der aber weder mit den vorderen, noch mit den hinteren Höckern in einer Reihe liegt, sondern ganz wie bei Periptychus das mittlere Querthal absperrt. Prämolaren, Caninen und Incisiven sind sehr kräftig aber höchst einfach gebaut. Nach den Angaben von Marsh scheint dieses Thier vorn vier, hinten drei Zehen zu besitzen, ist also auf keinen Fall ein Entelodon. Cope glaubt diesem Thiere vier Zehen an jeder Extremität zuschreiben zu sollen, welche Annahme auch viel mehr Wahrscheinlichkeit für sich hat als die Angabe Marsh's. Es dürfte sich empfehlen, wieder den alten Leidy'schen Namen Archaeotherium in Anwendung zu bringen.

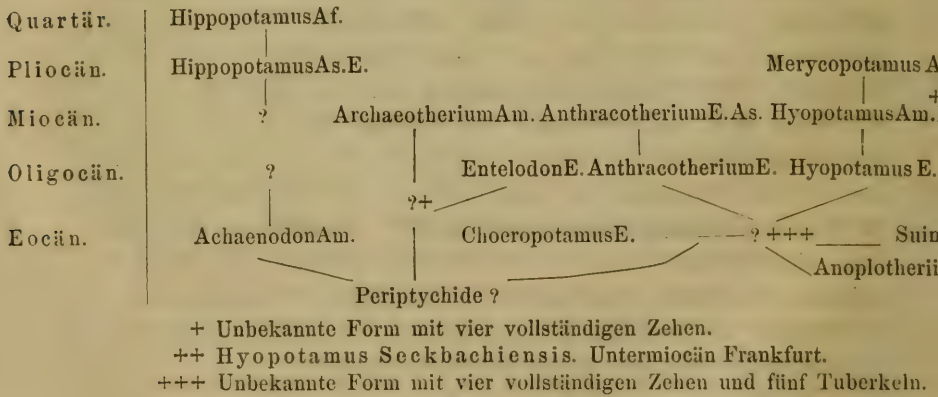
Vielleicht gehört in diese Nähe auch der noch lebende hinsichtlich seiner Abstammung so völlig räthselhafte Hippopotamus. Die Molaren sind echt bunodont, haben Zwischenhöcker, wie bei den Schweinen, die Pr haben einen überaus einfachen Bau, der vierte Pr geht meist sehr bald verloren. Die Caninen haben sich zu eigenthümlichen Hauern umgestaltet; die Zahl der Incisiven hat wenigstens bei der lebenden Art abgenommen. Die Extremitäten haben ein ganz alterthümliches Aussehen bewahrt, was wohl in der Lebensweise dieses Thieres, die von der seiner Vorfahren sehr wenig verschieden sein dürfte, begründet ist. Vielleicht ist Hippopotamus ein Nachkomme des eocänen Achaenodon. Die ältesten Hippopotamus finden sich erst in den Siwalik-Hügeln.

---

[1] Leidy, Ancient Fauna of Nebrasca. pag. 57 pl. VIII—X. Extinct Fauna. pag. 175 pl. XVI. American Journal 1873. pag. 487. Zweites und fünftes Metacarpale sind nach Marsh größer als die korrespondirenden Knochen am Hinterfuße. An diesem letzteren fehlte die erste Zehe, die fünfte war reducirt. Paleontological Bulletin. No. 39. Foote, Philadelphia. Structure of the Feet in the Extinct Artiodactyla of Northamerica.

Die Beziehungen, in welchen dieser Stamm zu der Anoplotherium-Reihe steht, sind zwar noch nicht völlig aufgedeckt, doch sind dieselben vielleicht innigere, als man bisher angenommen hat, ich erinnere nur an Formen wie Hyopotamus crispus, Metriotherium; dieses letztere namentlich könnte seinen unteren Molaren zufolge eben so gut für ein sehr einfaches Anthracotherium als auch für einen Suiden erklärt werden; nur die verhältnismäßige Komplikation der Prämolaren weist mit Bestimmtheit auf die Zugehörigkeit zu den Anoplotheriiden. Die isolirte Stellung, welche diese letzteren im System einzunehmen scheinen, dürfte indessen wesentlich erschüttert werden, wenn man sich einmal von der allerdings fest eingebürgerten Anschauung frei machte, als wäre das Anoplotherium commune für die Stammesgeschichte der Hufthiere so überaus wichtig. Gerade das direkte Gegentheil ist der Fall. Es ist dasselbe vielmehr sowohl hinsichtlich der Extremitäten, als auch des Zahnbaues die specialisirteste Form unter allen Anaplotheriiden, das secundarium kommt in beiden Stücken dem ursprünglichen Typus viel näher.

Die geologische Verbreitung und den genetischen Zusammenhang der einzelnen Formen unter einander und mit den übrigen Artiodactylen zeigt folgende Tabelle:



\+ Unbekannte Form mit vier vollständigen Zehen.
++ Hyopotamus Seckbachiensis. Untermiocän Frankfurt.
+++ Unbekannte Form mit vier vollständigen Zehen und fünf Tuberkeln.

Die Suidae.

Die Herkunft der Suiden ist noch sehr unvollständig bekannt. Es kommt dies einestheils daher, dass Suiden-Reste überhaupt verhältnismäßig selten sind, theils davon, dass die ältesten bekannten

Formen den jüngeren auch schon außerordentlich nahe stehen. So weit unsere Kenntnisse reichen, können wir bis jetzt nur sagen, dass die ältesten Suinen zweifellos $\frac{4}{4}$ sehr raubthierähnliche Pr und auch dergleichen Caninen besessen haben, während die Molaren im Oberkiefer jedenfalls mit fünf statt vier Tuberkeln versehen und diese Tuberkel auch im Unterkiefer verhältnismäßig einfach gebaut waren. Basalverstärkungen — Bourrelets oder Pfeiler — waren vermuthlich sehr selten. KOWALEVSKI hat auf die Ähnlichkeit dieser einfachen Tuberkel mit Monden aufmerksam gemacht; diese Ähnlichkeit ist namentlich an den Unterkiefermolaren ziemlich bedeutend, denn die Außentuberkel stehen ziemlich schräg und lassen dadurch den Ausgang der Thäler noch sehr gut erkennen, der in der Vorderhälfte vor, in der Hinterhälfte hinter dem Innentuberkel liegt wie bei allen unteren Molaren der Paar- und Unpaarhufer. An den Milchzähnen soll außerdem noch die Doppelheit des vorderen Innenhöckers — Kow. Anthracotherium Taf. VIII Fig. 63 — zu sehen sein, die Doppelschlinge (*a a* RÜTIMEYER) des Pferdezahnes. Mit Recht schließt KOWALEVSKI aus diesen Andeutungen auf die Gemeinsamkeit einer ursprünglichen Zahnform der Paarhufer und Unpaarhufer, nur bin ich mit ihm in so fern nicht ganz einverstanden, als er die Jochform als den primären Typus ansehen will. Es lässt sich freilich durch Krümmung des Joches der Halbmond, durch Verdickung des Joches der Höcker entstanden denken, ich gebe jedoch der COPE'schen Ansicht den Vorzug, wonach der Ungulatenmolar aus dem Tuberkular-Sectorialtypus — dem Reißzahn der Fleischfresser ähnlich — hervorgegangen wäre. Die Außenseite besteht bei diesem aus zwei, allerdings ungleichen Monden, von denen der zweite dem Talon angehört. Diese Halbmonde zeigen auch die Zähne der Condylarthra und der Perissodactylen, es wäre sonach das gerade, senkrecht zur Längsachse des Zahnes verlaufende Joch eine Modifikation und keineswegs das Ursprüngliche. Für diese Annahme spricht die Thatsache, dass mit Ausnahme von Lophiodon und dem Rhinocerosstamme diese Jochform fast gar nie vorkommt, und dass auch selbst bei den ältesten Gliedern dieser Familien eher von dicken Monden oder Tuberkeln, als von Jochen gesprochen werden kann.

Die Zehenzahl betrug wohl selbst bei den ältesten bis jetzt bekannten Suiden nur mehr vier. Eine Annäherung gegen die Condylarthra war höchstens in der reihenweise nicht alternirenden Anordnung der Car-

palien und Tarsalien zu bemerken, die wir übrigens wenigstens im Tarsus auch noch bei dem miocänen Vertreter des Schweinestammes finden. Trapezoideum ruhte demnach ausschließlich auf Metacarpale II, Cuneiforme II einzig und allein auf Metatarsale II. Trapezium und Cuneiforme I griffen noch ziemlich weit am Metacarpale II, beziehungsweise Metatarsale II herab. Diese Andeutungen stützen sich indess lediglich auf Vermuthungen, die freilich sehr viel Berechtigung haben. Skelettheile selbst sind im Eocän und Oligocän erst sehr wenige zum Vorschein gekommen.

Dass wir den Choeropotamus als den Ahnen der Suinen betrachten dürfen, ist nicht sehr wahrscheinlich, denn obwohl derselbe hinsichtlich der oberen Molaren das Postulat der Fünfhöckerigkeit erfüllt, so lässt sich doch fast darüber streiten, ob seine Tuberkel eher als Monde oder als Höcker zu betrachten seien und außerdem besitzt er nur noch drei Pr im Unterkiefer, kann also mithin wohl keinesfalls ein Vorfahre von Formen sein, die einen vierten Pr besitzen. Der obere Pr hat bereits einen sehr kräftigen zweiten Außentuberkel entwickelt. Ich habe Choeropotamus auch bei den Anthracotheriiden erwähnt, in so fern es fraglich bleibt, ob man eher von Monden als von Höckern sprechen solle.

Man kann diese Gattung als den Überrest eines Formenkreises betrachten, von welchem die beiden genannten Familien ihren Ursprung genommen haben. Die Extremitäten sind nicht bekannt, doch hatte Choeropotamus sicher vier Zehen.

Eine weitere Form mit fünf tuberkulären Oberkiefermolaren ist der eocäne Cebochoerus mit der typischen Art Cebochoerus lacustris P. Gerv.[1]. Dieselbe ist zweifellos der Überrest der älteren fünftuberkulären Suiden, der sich auch noch neben den viertuberkulären eine Zeit lang erhalten hat. Der fünfte Tuberkel befindet sich hier in der Vorderhälfte der oberen Molaren. Dieselben sind im Übrigen gleich denen des Unterkiefers und den Prämolaren sehr einfach gebaut. Die unteren Molaren stimmen fast ganz mit denen des gleichzeitigen Choeromorus, nur ist der Halbmondcharakter der Außentuberkel viel deutlicher ausgesprochen. Etwas kleiner ist der Cebochoerus minor P. Gerv.[2] aus den Phosphoriten des Quercy, den ich fast mit einem Theil des Choeromorus helveticus

[1] P. Gervais, Zool. et Pal. franç. pag. 197 mit Holzschnitt.

[2] P. Gervais, Zool. et Pal. générales II. pag. 48. Filhol, T. VIII. Ann. sc. géol. pag. 107 fig. 285—290.

Pictet[1] aus den Bohnerzen des Kanton Waadt vereinigen möchte. Eine weitere sehr unvollständig bekannte Art ist der C. crassus Filhol[2]. Die übrigen als Cebochoerus bestimmten Arten haben indess nichts mit Cebochoerus zu schaffen. Selbst der Cebochoerus? minor — Gaudry, Enchainements pag. 230 fig. 304, 305 — dürfte trotz der Anwesenheit eines kleinen fünften Tuberkels als Repräsentant eines selbständigen Genus angesehen werden. Seine Pr sind noch äußerst einfach, die Molaren sind in Folge der Runzelung der Oberfläche schon sehr Suiden-ähnlich geworden, und haben auch quadratischen Querschnitt wie bei diesen. Ich glaube dieser Form große Bedeutung für die Stammesgeschichte der Schweine beilegen zu dürfen.

Der Cebochoerus anceps[3] aus Débruge nähert sich fast mehr den Dichobunen, trotz des Fehlens des fünften Tuberkels und gehört vielleicht zu dem Dichobune suillum[4].

Der Cebochoerus suillus Fraas[5] von Steinheim ist zweifellos generisch verschieden, steht jedoch möglicherweise mit anceps in generischem Verhältnis. Es ist ein echter Suide, jedoch mit auffallend einfach gebauten Molaren.

Ein fünftuberkulärer bunodonter Artiodactyle ist auch Leptochoerus Leidy[6] mit außerordentlich einfachen Prämolaren. Doch bin ich sehr im Zweifel, ob wir es hier wirklich mit einem Suinen zu thun haben, denn der fünfte Tuberkel sperrt gerade das Querthal, ganz wie bei den Periptychiden, während es bei den eigentlichen fünftuberkulären oder fünfmondigen Artiodactylen immer entweder in der Vorder- oder Hinterhälfte des Zahnes sich befindet. Fast bin ich versucht, diese Form trotz ihres verhältnismäßig geringen Alters (Miocän) den Condylarthren beizuzählen. Dass sich dieselben mit einigen Formen bis ins Miocän erhalten haben könnten, wäre an und für sich nicht undenkbar.

Ein weiterer fünftuberkulärer Suide ist Hemichoerus (Lamandini) Filhol[7]. Der dritte Tuberkel steht in der Vorderhälfte der

---

[1] Pictet et Humbert, Supplement. pag. 177 pl. 25 fig. 7 u. 11. Fig. 8—10 gehören zu einem den Schweinen viel näher stehenden Thiere.

[2] Ann. scienc. géol. T. VIII. pag. 112 pl. 293—295.

[3] P. Gervais, Zool. et Pal. franç. pag. 198 pl. 35 fig. 3.

[4] P. Gervais, Zool. et Pal. franç. pag. 199 pl. 17 fig. 11—18; allenfalls Dichobune Campichi Filhol (non Pictet). T. VIII. pag. 184 fig. 325, 326 — non fig. 324, welche das Milchgebiss von D. leporinum darstellt.

[5] Würtembergische Jahreshefte 1885. pag. 324 Taf. V Fig. 2, 3.

[6] Extinct Fauna. pag. 197 pl. XXI fig. 14—19.

[7] Mammifères fossiles. Toulouse 1882. pag. 106.

oberen Molaren. Dazu sollen die von demselben Autor früher als Palaeochoerustypus beschriebenen Unterkiefer — gleichfalls aus den Phosphoriten gehören, — T. VIII pag. 392 Fig. 291, dessen Molaren allerdings für Palaeochoerus doch gar zu einfach gebaut sind. Vielleicht hierher der Taf. VI Fig. 38 abgebildete obere M aus den Phosphoriten von Mouillac.

Die Gattungen Palaeochoerus und Hyotherium haben auf den oberen M nur mehr vier Tuberkel. Auch sonst sehen die Zähne denen der Schweine schon sehr ähnlich, nur sind sie noch sehr viel einfacher, namentlich die von Palaeochoerus. Die unteren Incisiven zeigen bereits die eigenthümliche gerade meißelartige Form, während die beiden ersten des Oberkiefers zu breiten Keilen werden. Der obere Pr_1 fängt bei dem kleineren Palaeochoerus eben an, einen zweiten Tuberkel zu entwickeln. Aus den Phosphoriten liegen mir Extremitätenknochen in zweierlei Größe vor; sie entsprächen demnach ganz gut den beiden dortigen Palaeochoerus-Arten. Gleichwohl bin ich nicht ganz sicher, ob ich sie wirklich denselben zutheilen soll, denn die beiden seitlichen Metacarpalia, beziehungsweise Metatarsalia sind ganz auffallend verkürzt und sehr plump. Die Reduktion scheint im Tarsus schon sehr weit vorgeschritten zu sein, wenigstens sitzt das Cuneiforme II schon größtentheils, wenn nicht ganz, auf Metatarsale III. Am Vorderfuße ruht jedoch das Trapezoideum scheinbar noch ausschließlich auf dem zweiten Metacarpale, das Hamatum liegt mit seiner distalen Fläche zugleich auf Metacarpale IV und V. Dieselbe ist noch nicht getheilt wie bei Sus. Die von Filhol abgebildeten Hyotherium-Extremitäten verhalten sich wohl ähnlich, so weit sich dies aus den ziemlich primitiven Zeichnungen ersehen lässt; nur sitzt das Cuneiforme II ganz allein auf dem Metatarsale II und sind daher die Extremitäten bei diesen geologisch jüngeren, untermiocänen Formen noch primitiver als bei den älteren aus den Phosphoriten. Ich bin daher sehr geneigt, diese erwähnten geologisch älteren Palaeochoerus für einen ausgestorbenen Seitenzweig zu halten, während die miocänen recht gut den Anforderungen entsprechen, welche man an die Stammformen der jetzigen Suiden zu stellen hat. Nach Kowalevski[1] ist die Extremität des Palaeochoerus höher entwickelt als die des Choerotherium von Orléans, das er jedoch irrigerweise für geologisch älter hält als den Palaeochoerus von St.-Gérand-le-Puy. Es wäre sehr wünschenswerth

[1] Palaeontographica XXII. Anthracotherium. pag. 190 Taf. VIII Fig. 6.

zu wissen, was dieser Autor unter Choerotherium verstanden hat: dem Choeromorus simplex (mamillatus) Gervais[1] kann die fragliche Hand nicht angehören, dafür ist sie zu groß, ich bin daher versucht, dieselbe auf die ebenfalls im Orléannais vorkommenden Hyotherium Sömmeringi[2] oder medium[3] H. v. Meyer zu beziehen. Dass diese Hand noch primitiver gebaut ist, als die des geologisch älteren Palaeochoerus, kann nicht geleugnet werden — das Mc II greift sogar noch an das Magnum, statt dass es einzig und allein das Trapezoideum trüge wie bei Palaeochoerus oder gar wie bei Sus von dem proximalen Ende des Mc III überlagert würde. Es wäre sonach das obermiocäne Hyotherium auf keinen Fall ein Zwischenglied in der Formenreihe von Palaeochoerus oder dem untermiocänen Hyotherium und Sus, sondern es stammt dieses letztere entweder direkt von Palaeochoerus und wäre alsdann dieses Hyotherium von Orléans als ein Ausläufer zu betrachten, oder es steht Sus wirklich mit diesem Thiere in genetischem Zusammenhange, in welchem Falle aber dasselbe nicht von Palaeochoerus abgeleitet werden dürfte.

Diese Annahme hat auch in so fern mehr für sich, als bereits in der Kohle von Cadibona in Piemont ein Hyotherium[4] vorkommt, das von dem Hyotherium Sömmeringi nicht leicht zu unterscheiden ist. Gleich diesem nähert es sich viel mehr der Gattung Sus als dem Hyotherium Meißneri, dessen Tuberkel bei der Abnutzung gleichmäßig von oben her abgetragen werden, während bei den ersteren die Tuberkel zu vierseitigen Pyramiden werden. Bemerkenswerth ist auch die relative Einfachheit der Prämolaren, die nur ein sehr gerunzeltes Basalband bekommen; die Gattung Palaeochoerus und das Hyotherium Meißneri zeigen dagegen das Bestreben, die Prämolaren wesentlich zu kompliciren durch Hinzufügen eines zweiten Außenhöckers am oberen Pr_1 und eines großen Innenhöckers am unteren Pr_1 und durch Verbreiterung der Basis aller Pr.

Von Hyotherium Sömmeringi (= Choeropotamus Stein-

---

[1] P. Gervais, Zool. et Pal. franç. I. pag. 185 pl. 33 fig. 4, 5.

[2] Georgsgemünd. pag. 43 Taf. II div. Fig.

[3] Neues Jahrbuch 1841. pag. 159 nicht abgebildet, doch sind in seinem Manuskripte sehr viele Zeichnungen dieser Art, und kann kein Zweifel an der Berechtigung dieser Species bestehen. Die typischen Exemplare stammen aus Kaepfnach und Mößkirch.

[4] Im Münchener Museum befinden sich von demselben ein Unterkiefer und zwei Oberkiefer.

heimensis Fraas liegt mir ein Mt III vor, welches lediglich eine Facette für das Cuneiforme III besitzt und nicht auch zugleich für Cuneiforme II. Der untere Canin ist bei dieser Art noch sehr klein, hat jedoch zwei Wurzeln.

Im Obermiocän beginnt auch bereits die Gattung Sus mit dem Sus belsiacus P. Gervais[1]. Dasselbe besitzt eine ziemlich große geographische Verbreitung — findet sich auch in Spanien —, ist aber im Ganzen ziemlich selten. Das Mt IV aus Oberstotzingen zeichnet sich durch seine Schlankheit aus gegenüber den lebenden Schweinen.

Von da ab werden die echten Schweine ziemlich häufig — Pikermi Eppelsheim, Siwalik. In Nordamerika fand Leidy im White-Riverbed von Nebrasca einen Perchoerus[2] genannten Suiden, der gewissermaßen die Mitte hält zwischen Hyotherium Meißneri und Sömmeringi. Gegenüber Hyotherium sind die Extremitäten bei Sus noch mehr angepasst. Der Gattung Sus steht der eocäne Choeromorus helveticus Pictet[3] — p. p. — nur im M_3 beider Kiefer bekannt, sehr nahe. Die Zähne zeichnen sich durch die zahlreichen Warzen aus, die bei dem der gleichen Art zugeschriebenen Unterkiefer gänzlich fehlen. Die von Pictet dieser Art zugeschriebenen Extremitätenknochen bezieht Kowalevski mit Recht auf Caenotheriiden. Ein Suide mit auffallend einfachen Backzähnen ist der Cebochoerus suillus Fraas[4] — non Gervais aus dem Obermiocän von Steinheim. Nebenhöcker fehlen hier fast gänzlich. Ich bin fast geneigt, diese Form für den Nachkommen des eocänen fünftuberkulären Cebochoerus minor — pag. 84 — zu halten, oder von dem Choeromorus helveticus Pictet — Fig. 7 non 8—10 abzuleiten.

Ein eigenthümlicher Suide ist ferner Acotherulum[5] aus dem Eocän. Die Molaren und wohl auch die Prämolaren sind sehr einfach. Die ersteren bestehen nur aus je vier Tuberkeln — Nebenhöcker fehlen. Der Schädel ist sehr niedrig. Über die Zugehörigkeit zu den Suiden kann nicht der geringste Zweifel bestehen, denn das Milchgebiss

---

[1] P. Gervais, Zool. et Pal. fr. pag. 179 pl. 33 fig. 7.

[2] Leidy, Extinct Fauna of Nebrasca. pag. 194. pl. XXI fig. 20—27.

[3] Supplement. pag. 177 pl. XXV fig. 8—10 non fig. 7.

[4] Würtembergische Jahreshefte 1885. pag. 324 Taf. V Fig. 2, 3. Der Unterkiefer wurde von demselben Autor früher als Colobus grandaevus beschrieben.

[5] Filhol, Ann. sciences géologiques. 1877. T. VIII. pag. 178 pl. IX fig. 246—250. P. Gervais, Zool. et Pal. fr. pag. 188 pl. 34 fig. 45.

stimmt ganz mit dem der Schweine überein. Der untere D_1 hat die scheinbare Zusammensetzung von $1^1/_2$ Molaren, eben so gleicht der obere D_1 völlig einem M und der langgestreckte obere D_2 hat Außen- und Innentuberkel. Nachkommen hat Acotherulum wohl kaum hinterlassen.

Eine leider noch sehr unbekannte Form ist der Choeromorus simplex[1] von Sansan, auch im Miocän von Dinkelscherben vorkommend, jedoch ebenfalls sehr selten. Die Zähne sind kleiner und einfacher als die der recenten Suiden, aber zugleich größer und komplicirter als die des Steinheimer Cebochoerus suillus Fraas.

Eine ziemlich isolirte Stellung nimmt anscheinend die miocäne Gattung Listriodon[2] ein, in so fern die Tuberkel sich zu förmlichen Jochen verbinden. Seine Zahnzahl ist $\frac{3}{3}$ I $\frac{1}{1}$ C $\frac{4}{4}$ Pr $\frac{3}{3}$ M. Die Caninen sind zu furchtbaren plumpen Hauern umgewandelt. Über die Zugehörigkeit des Listriodon zu den Suinen kann absolut kein Zweifel sein; auch Kowalevski ist mit Entschiedenheit für seine Artiodactylennatur eingetreten. Das Tapirotherium Blainville von Simorre ist offenbar nichts Anderes als Listriodon. Direkte Nachkommen dieser Gattung sind eben so wenig bekannt als die Vorläufer derselben.

Der recente und pliocäne Dicotyles erscheint als einer der höchststehenden Suiden; die Komplikation der Prämolaren ist sehr weit vorgeschritten, der letzte gleicht fast völlig einem Molaren und auch die vorderen haben sich schon sehr weit vervollkommnet. Die Caninen sind sehr schwach geworden. Dafür ist indess die Form der Molaren noch ziemlich ursprünglich; sie bestehen eigentlich nur aus je vier glatten Höckern. Was die Extremitäten betrifft, so beginnen die mittleren Metapodien zu verschmelzen und am Hinterfuße ist Metatarsale V nur mehr als Stummel entwickelt. Die Abstammung dieser Gattung — die pliocänen werden wohl mit Unrecht unter dem Namen Platygonus[3] abgetrennt — ist noch ziemlich dunkel. Unmöglich wäre es indess nicht, dass einer der untermiocänen Palaeochoerus oder Hyotherium der Stammvater derselben gewesen ist, denn der noch primitive Bau der Extremitäten verbietet diese Annahme keineswegs, und das von Filhol[4] angeführte Argument, dass der

[1] P. Gervais, Zool. et Pal. fr. pag. 185 pl. 33 fig. 4, 5.
[2] Ibid. pag. 201 pl. XX fig. 1—4.
[3] Marsh, Introduction. pag. 37.
[4] Annales des sciences géologiques. 1880, 1881. T. XI. pag. 36.

Schädel dieser miocänen Formen niedriger sei als der von Dicotyles, ist nicht nur keine Widerlegung dieser Annahme, sondern spricht eher für dieselbe, denn die relative Höhe des Gehirnschädels ist gerade ein Merkmal der geologisch jüngeren Formen, die älteren zeichnen sich, welche Gruppe der Hufthiere wir immer betrachten wollen, durch die Flachheit und relative Kleinheit des Schädels aus. Auch bezüglich der Sagittal-Crista verhalten sich Palaeochoerus-Hyotherium p. p. und Dicotyles nicht so sehr verschieden. Im Zahnbau nähert sich dem erwähnten Dicotyles auch die gleichfalls recente Gattung Babyrussa. Dieselbe hat eine noch weiter gehende Reduktion der Prämolarenzahl erlitten. Es ist nicht nur Pr_4, sondern sogar Pr_3 verschwunden. Dafür hat aber der Canin in beiden Kiefern eine ganz abenteuerliche Gestalt angenommen.

Eine der Gattung Sus ziemlich nahestehende Form ist Hippohyus[1] aus den Siwalik-Hügeln. Es ist eigentlich nichts weiter als ein Schwein, dessen Tuberkel stark in die Länge gezogen erscheinen.

Phacochoerus endlich, in Afrika lebend, zeichnet sich aus durch die geringe Zahl der Incisiven und Prämolaren, wofür jedoch die Caninen sich in gewaltige Hauer verwandelt haben und die Molaren prismatisch geworden sind. Owen — Odontography pag. 549 pl. 141 fig. 1, 2, pl. 140 fig. 4 — zählt noch $\frac{2}{3}$ M $\frac{1}{1}$ Pr $\frac{2?}{2}$ D. Die eine Art hat gar keine Incisiven mehr. Die Zahnzahl hat somit eine für die Suiden ganz auffallende Reduktion erlitten.

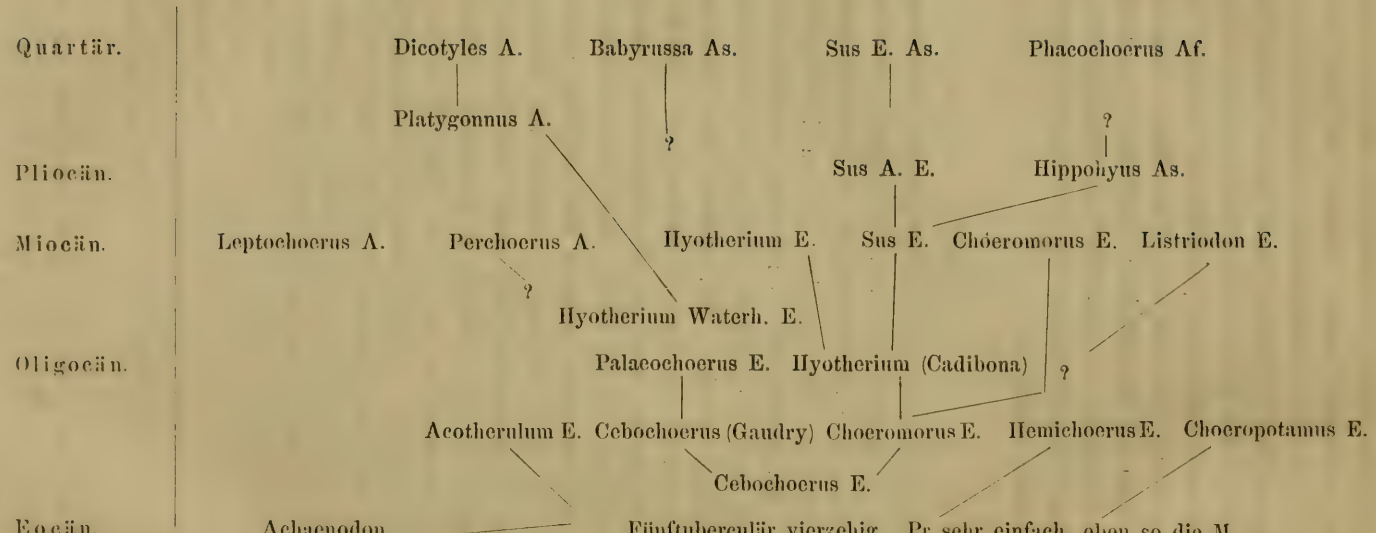
Die Veränderungen, die der Suidenstamm seit seinem ersten Auftreten an bis jetzt durchgemacht hat, bestehen in Verlust des fünften Tuberkels auf den oberen Molaren, sodann theils in Komplikation der Prämolaren, theils in Verstärkung der Molaren beider Kiefer durch sekundäre Zwischenhöcker und Faltung und Runzelung des Schmelzes, in Kräftigung der Caninen — Hauer —, in Verkürzung der Seitenzehen, in Verschiebung der Carpalien und Tarsalien, indem die von den Seitenzehen getragenen Tarsalien und Carpalien immer mehr auf die beiden mittleren Zehen rücken. Außerdem verschwindet auch der Pr_4 — und bei Babyrussa selbst Pr_3 und bekommt der Canin oft eine ganz eigenthümliche Gestalt; auch die Incisiven haben erst im Laufe der Zeit ihre jetzige Form erlangt. Einen weiteren Fortschritt gegenüber den übrigen Schweinen zeigt Phacochoerus,

[1] Owen, Odontography. pag. 562. Lydekker, Bunodont Suina. pag. 51 pl. XII div. Fig.

dessen Backzähne prismatisch geworden sind unter bedeutender Reduktion in Bezug auf ihre Anzahl. Gerade bei den Suinen und namentlich bei Sus scrofa ist das Variiren in Größe und Zusammensetzung der Zähne höchst bedeutend, insbesondere kann die Größe der Talons des M_3 in beiden Kiefern ganz merkwürdige Schwankungen zeigen, was aber auch schon bei Hyotherium Meißneri und noch mehr bei Sömmeringi der Fall ist. Aus diesem Verhalten erklärt sich auch zum Theil die fürchterliche Konfusion, die bezüglich der Speciesnamen der Genera Sus und Hyotherium herrscht.

Der genetische Zusammenhang der wichtigsten Formen ist aus umstehender Tabelle ersichtlich.

Bei manchen Artiodactylen treffen wir eine geschlossene Zahnreihe, so bei den Anoplotheriiden, wo dieselbe schon längst bekannt und als besondere Merkwürdigkeit angeführt worden ist, bei Xiphodon, Dichodon, den Oreodontiden und Caenotheriiden. In den meisten Fällen haben wir es mit einer Verkürzung der Kiefer zu thun, wodurch eben die Incisiven, Caninen und Prämolaren näher an einander gedrängt werden. Bei anderen, den Anoplotheriiden, Xiphodon und Dichodon kommt das Anschließen der Zähne dadurch zu Stande, dass sich die Prämolaren ganz bedeutend in die Länge strecken. Bei all diesen aber sehen wir eine hochgradige Differenzirung der Prämolaren, Caninen und Incisiven; auch entbehren die Extremitäten, so fern überhaupt Reduktion der Seitenzehen eingetreten ist, der Adaptionsfähigkeit völlig und bewahren die Carpalien und Tarsalien ihre ursprüngliche Anordnung ziemlich unverändert. Auch die Gattung Macrauchenia, die ich bei den Perissodactylen besprochen und als einen inadaptiv reducirten Unpaarhufer bezeichnet habe, verhält sich eben so. Wir sind daher gewissermaßen berechtigt, die geschlossene Zahnreihe für ein Zeichen des beginnenden Aussterbens des betreffenden Ungulatenstammes anzusehen.


Quartär.
Pliocän.
Miocän.
Oligocän.
Eocän.
Dicotyles A.
Babyrussa As.
Sus E. As.
Phacochoerus Af.
Platygonnus A.
?
?
Sus A. E.
Hippohyus As.
Leptochoerus A.
Perchoerus A.
Hyotherium E.
Sus E.
Choeromorus E.
Listriodon E.
?
Hyotherium Waterh. E.
Palaeochoerus E.
Hyotherium (Cadibona)
?
Acotherulum E.
Cebochoerus (Gaudry)
Choeromorus E.
Hemichoerus E.
Choeropotamus E.
Cebochoerus E.
Achaenodon
Fünftuberculär vierzehig.
Pr sehr einfach, eben so die M.

Anhang.

Cryptomeryx nov. gen.

Als Typus dieser Gattung dient der Lophiomeryx Gaudryi Filhol — Ann. sc. géol. T. VIII pag. 227 fig. 279, 280 —, der indess von dem echten Lophiomeryx — Chalaniati — so wesentliche Differenzen aufweist, dass die Aufstellung eines selbständigen Genus nicht zu umgehen ist. Es sind nur Unterkiefer bekannt mit anscheinend 3 I, 1 C, 4 Pr, 3 M. Der vierte Pr wird durch eine einzige Alveole, vor der vorderen des Pr_3 stehend, angedeutet. Der letzte untere Pr — Pr_1 — hat einen starken Innenhöcker, der indess nicht wie beim echten Lophiomeryx als bloße Koulisse erscheint, sondern sich zu einer förmlichen Innenwand entwickelt hat, die sich bis zum Hinterrande des Zahnes erstreckt. Die übrigen Pr sind nicht bekannt, waren aber vermuthlich ähnlich gebaut. Bei Lophiomeryx selbst kommt diese erwähnte Innenwand niemals vor, dagegen verhält sich das Bachitherium sehr ähnlich. Die Molaren sind äußerst schräg gestellt, so dass der höchste Punkt ihres Vorderrandes fast in gleichem Niveau liegt wie der niedrigste Punkt des Hinterrandes. Es sind kräftige Basalpfeiler vorhanden. Auf der Hinterseite des ersten Innenhöckers befindet sich ein Wülstchen wie bei Hyaemoschus und den Traguliden: bei Lophiomeryx Chalaniati fehlt eine solche Bildung vollständig; auch die Zähne sind bei Weitem nicht so schräg gestellt. Entsprechend der schwachen Entwicklung des ersten Innenmondes der unteren Molaren stellt auch der mittlere Innenmond des D_1 — des hintersten D — nur einen einfachen Kegel dar. Der D_2 ist eine schneidende Klinge mit drei Zacken und zwei Einschnitten.

Zu Cryptomeryx stelle ich auch den Taf. VI Fig. 9 abgebildeten oberen Molaren. Seine beiden Außenmonde unterscheiden sich in keiner Beziehung von denen der Cerviden, dagegen ist in der vorderen Zahnhälfte noch ein fünfter Tuberkel vorhanden, der noch nicht einmal als deutlicher Halbmond entwickelt ist. Für die Zugehörigkeit dieses Zahnes zu Cryptomeryx spricht der Umstand, dass dieser unpaare Mond in der vorderen Hälfte erhalten ist, die bei den unteren M die weite Öffnung des ersten Querthales aufweist. Bei Caenotherium nämlich findet genau das Gegentheil statt; bei diesem befindet sich der unpaare Mond in der hinteren Hälfte und steht der Ausgang des zweiten Querthales der unteren M offen.

Cryptomeryx Gaudryi Filhol sp.

Die Länge des Zahnes (außen) = 5,8 mm
Die Breite am Vorderrande = 6,2 -
Die Breite am Hinterrande = 4,6 -
} Oberkiefermolar $M_{2\ ?}$ oder $_3$.

Unterkiefer: $M_{1-3} = 17$ mm, $M_1 = 4{,}8$ mm, $M_2 = 5$ mm, $M_3 = 7{,}5$ mm Länge, $Pr_1 = 4{,}4$ mm lang. Alveolen von Pr_3 und $_2 = 7{,}1$ mm (zusammen). Abstand des Pr_4 von $Pr_3 = 2{,}4$ mm. $Pr_1 = 1{,}8$ mm, $M_1 = 2{,}3$ mm (Hinterende), $M_3 = 3{,}4$ (in Mitte) Breite.

Milchgebiss: $D_1 = 5{,}5$ mm lang, 2 mm breit (hinten).
$D_2 = 4{,}3$ - - 1,3 - - -

Cryptomeryx major n. sp.

Diese zweite Species basirt auf einem Unterkieferfragment mit einem M, dessen Stelle zwar nicht genau zu ermitteln ist, dessen Dimensionen aber von der vorigen Art so sehr abweichen, dass die Annahme einer selbständigen Species nothwendig erscheint.

Länge des Zahnes = 7,2 mm, Breite desselben am Hinterrande 3,3 mm.

Tapirulus hyracinus Gervais.

Ich stelle hierher die Taf. VI Fig. 1, 25 abgebildeten Oberkieferzähne. Ihre Außenseite erinnert fast an Dichodon, doch sind die beiden Höcker relativ viel kleiner und nicht wie bei Dichodon durch einen vorspringenden Wulst verbunden, sondern im Gegentheil durch den Ausgang des sehr tiefen Querthales scharf von einander getrennt. Einzig und allein der Vorder- und Hinterrand des Zahnes ist als Basalwulst entwickelt. Von den Außentuberkeln, jedoch in der Tiefe der Zahnkrone beginnend, ziehen sich zwei scharfe Joche geradlinig nach der Innenseite und biegen sich dann ein wenig nach hinten um. In der Vorderhälfte des Zahnes trägt das Joch einen sehr kleinen Zwischenhöcker. Die Außenseite hat zwei, die Innenseite eine breite zusammengesetzte Wurzel.

Im Vergleiche zu Tapirus erscheinen diese Zähne ungemein zierlich und müssen die des letzteren geradezu als bunodont bezeichnet werden. Es stellt somit Tapirulus jedenfalls einen viel speciali-

sirteren und zugleich höheren Typus dar: derselbe konnte sich indessen, weil verhältnismäßig gar zu früh auftretend, nicht lange erhalten.

Zwei M (Stellung unsicher) 12,4 mm Länge zusammen (an Außenseite).

M_1 (?) = 6,7 mm breit (am Vorderrande), = 5,6 mm lang (Außenseite).

M_2 (?) = 7,4 mm breit (am Vorderrrand), = 6,2 mm lang (Außenseite).

Größte Höhe auf Innenseite.

Vorkommen in den Phosphoriten des Quercy und den Bohnerzen des Eselsbergs bei Ulm und Frohnstetten.

Phaneromeryx nov. gen.

Mit diesem Namen bezeichne ich das »Xiphodon gelyense« P. Gervais — Zool. Pal. Fr. pag. 159 pl. 15 fig. 4 —. Es ist ein zweifelloser Hirsch. Die Molaren stimmen nahezu mit denen von Prodremotherium, sind sogar eher noch komplicirter, die Prämolaren haben aber nur einen einfachen Innentuberkel, sehr ähnlich dem von Lophiomeryx Chalaniati. In diesem letzteren Punkte ist diese Form daher primitiver als Gelocus, während sie bezüglich der Molaren im Vergleich zu diesem wesentliche Fortschritte aufweist. Nur Unterkiefer bekannt mit den drei M und dem Pr_1.

Protomeryx nov. gen.

Taf. V Fig. 21, 25.

Dieses Genus ist charakterisirt durch den eigenthümlichen Bau der unteren Prämolaren — freilich nur der übrigens charakteristischste Pr_1 erhalten. Von der Spitze desselben verläuft eine Innenwand nach hinten, ohne indess den Hinterrand völlig zu erreichen, wie bei Bachitherium. Vorder- und Hinterrand sind umgebogen. Zwischen der erwähnten kurzen Innenwand und dem Hinterrande ist eine Innenleiste vorhanden. Die Molaren haben eine rauhe Oberfläche, aber keinerlei Wülste, sondern nur einen kurzen Basalpfeiler. Sie stimmen somit ziemlich gut mit denen von Prodremotherium.

Protomeryx suevicus n. sp.

Nur Unterkieferfragment bekannt.

Pr_1 = 5,3 mm Länge, 2,5 mm Breite (hinten), = 3,3 mm Höhe (in Mitte).

M_1 = 5 mm Länge, 3,2 mm Breite (hinten), 3,9 mm Höhe (hinten) etwas angebrochen.

Vorkommen: In den Bohnerzen vom Örlingerthal bei Ulm.

Haplomeryx nov. gen.

Dieses Genus ist nur in seinen Oberkiefermolaren bekannt, die indess höchst eigenthümlich gebaut sind. Es sind echte Selenodontenzähne, doch springt die Außenwand an den einzelnen Höckern nicht vor, sondern ist vielmehr ausgeschnitten wie bei Hyopotamus. Von diesem unterscheidet sich aber Haplomeryx durch das Fehlen eines fünften Mondes, von dem allerdings ebenfalls nur viermondigen Merycopotamus aber ganz wesentlich durch seine Zierlichkeit. Die Außenmonde sind sehr hoch und spitz. Am nächsten kommt noch Agriochoerus, doch fehlt der Basalwulst und ist auch die Oberfläche vollkommen glatt. Ähnlich ist außerdem auch der »Ruminant du terrain Eocène supérieur« (P. Gervais, Zool. et Pal. fr. pl. 35 fig. 1 pag. 155), doch ist bei diesem die Außenwand bei Weitem nicht so tief eingeknickt; dafür besitzt derselbe aber einen Basalwulst, der hier fehlt.

Haplomeryx Zitteli n. sp.

Taf. VI Taf. 2, 20.

Nur Oberkieferfragment bekannt mit drei Molaren. Der Jochbogen inserirt neben dem M_3. Die Zähne sind noch sehr frisch, sie gehören einem noch ziemlich jungen Thiere an.

M_{1-3} = 14 mm. M_1 Länge = 4,5 mm, Breite = 4,8 mm (am Vorderrande), Höhe = 2,5 mm außen.

M_2 Länge = 4,7 mm, Breite = 5,4 mm, Höhe = 3 mm außen.

M_3 - = 4,5 - - = 5 - - = 3 - -

Allgemeiner Theil.

Das Gebiss der Perissodactylen und Artiodactylen und seine Beziehungen zu dem der Condylarthra.

Die Molaren.

Vergleichen wir die Molaren der Paarhufer und Unpaarhufer mit denen der Condylarthra, so finden wir zwar allerlei Verschiedenheiten, aber dieselben gehen keineswegs so weit, dass die Möglichkeit eines genetischen Zusammenhanges zwischen den genannten Gruppen der Hufthiere von vorn herein ausgeschlossen wäre, wir treffen vielmehr nicht bloß Condylarthra mit Zähnen ähnlich denen der Perissodactylen — die Phenacodontiden — sondern auch solche, welche, wenn auch entfernte, so doch immer einige Anklänge an die Artiodactylen zeigen — die Periptychiden. Es sind zwar bei diesen Condylarthra die den Zahn zusammensetzenden Tuberkel oder Denticules noch durchgehends als einfache Höcker entwickelt, allein solche Zähne finden wir auch noch bei allen älteren Paar- und Unpaarhufern und ist überdies die Gruppirung dieser Zahnelemente schon ganz die gleiche wie bei diesen letzteren.

Die unteren Molaren aller Ungulaten leitet Cope von einem »Sectorialtubercular-Typus« ab, der sich in seiner ursprünglichsten Organisation noch bei vielen Insectivoren und bei Didelphis erhalten hat. Es ist dies also ein Zahn, ähnlich dem Reißzahne, nur mit dem Unterschiede, dass die hintere Hälfte nicht als kurzer Absatz entwickelt ist, sondern nahezu die gleiche Größe erreicht wie die vordere. Ungefähr in der Mitte erhebt sich ein hoher Zacken auf der Außenseite und neben diesem noch ein etwas schwächerer Innenzacken. Von diesem Außenzacken verläuft nach vorn und hinten je ein gebogener Kamm. Der hintere ist etwas niedriger und von diesem ersteren Zacken ziemlich scharf abgegrenzt. Durch Verstärkung der vorderen Partie entsteht daraus der Reißzahn der Fleischfresser, durch Verkürzung der vorderen Partie und Verstärkung des Innenzacken aber entsteht ein Zahn, der mit dem der Condylarthra sehr große Ähnlichkeit besäße, so fern nämlich der Kamm der Hinterhälfte an seinem Hinterende noch einen Tuberkel entwickeln würde. Außerdem müsste sich noch der hintere Kamm an der Stelle, wo er sich nach einwärts biegt, zu einem Höcker umgestalten. Derartig ist der Zahn bei den Gattungen Haploconus, Ani-

sonchus, Phenacodus etc. und selbst noch bei dem perissodactylen Hyracotherium. Bei allen älteren Unpaarhufern erscheint die hintere Zahnhälfte gegenüber der vorderen bedeutend verkürzt und zugleich auch niedriger und erinnert mithin noch immer ziemlich viel an den R. der Carnivoren. Durch annähernde Ausgleichung der Höhendifferenzen der einzelnen Erhabenheiten der Krone, und durch Verstärkung der hinteren Zahnhälfte entsteht dann der typische Ungulatenzahn, charakterisirt vor Allem dadurch, dass er durch einen Querschnitt in zwei vollkommen gleiche Hälften zerlegt wird.

Der Unterkiefermolar der Condylarthra unterscheidet sich von dem der Paar- und Unpaarhufer eigentlich nur dadurch, dass die Joche beziehungsweise Monde noch als Tuberkel entwickelt und wenigstens im Vergleich zu den Artiodactylen auch ein wenig anders gruppirt sind, indem die Innentuberkel etwas weiter zurück stehen als bei diesen. Es ist dies jedoch von keiner Bedeutung, denn auch hier dürfte die Gruppirung der Zahnelemente ursprünglich die gleiche gewesen sein wie bei den Perissodactylen. Ich betrachte nämlich als das nächste Stadium, welches auf den Tubercularsectorial-Typus folgte, einen Zahn, dessen Hinterhälfte gleich der vorderen ebenfalls zwei Zacken entwickelt hat, es sind also zwei Außen- und zwei Innentuberkel vorhanden . Vor den beiden letzteren münden die beiden Thäler. Dieser für die Condylarthra der Hauptsache nach zutreffende Zahn erfährt bei den Perissodactylen und auch bei manchen Artiodactylen eine Veränderung, darin bestehend, dass sich das Vorderende des Kammes der ersten Zahnhälfte zu einem neuen Tuberkel umgestaltet, wodurch sich also die Zahl der Innentuberkel auf drei erhöht. Als Beispiel für das Vorkommen eines solchen Zahnes unter den Paarhufern führe ich Anoplotherium an; als nächste Modifikation ergiebt sich bei diesen dann eine Verschiebung dieses dritten Tuberkels nach hinten, bis er sich dem zweiten — dem primären Innenzacken — nähert, z. B. Dichobune, und dann mit diesem verschmilzt — Gelocus —. Neben diesem Formenkreise dürfte aber unter den Paarhufern noch ein weiterer existiren, bei welchen dieser sekundäre dritte Innentuberkel nicht angelegt oder wohl richtiger bald wieder resorbirt wird: es sind dies Formen, bei denen alsdann auch der zweite, eigentlich ursprünglich erste Innentuberkel außerordentlich klein und unentwickelt erscheint, ich meine die Anthracotheriiden und

Lophiomeryx. Was den Innentuberkel der hinteren Zahnhälfte bei den Artiodactylen anlangt, so muss derselbe, da er gerade im zweiten Querthal liegt, eine Verschiebung nach vorn zu erfahren haben, so fern er dem zweiten Innentuberkel des Condylarthra-Zahnes homolog ist.

Ich glaube, wie bereits erwähnt, nicht bloß den Perissodactylen sondern auch den Artiodactylen eine Zahnform zuschreiben zu dürfen, die ursprünglich mit dem obigen Schema übereinstimmte, wonach also das erste Querthal sich vor dem ersten Innentuberkel — primärer Innenzacken — und das zweite hinter demselben sich öffnete. Die Ausgänge dieser Thäler sind aber schon sehr bald undeutlich geworden durch Vorrücken der Innentuberkel und zwar anscheinend selbst schon bei manchen der condylarthren Vorfahren der Paarhufer, z. B. bei Periptychus. Am besten kenntlich blieb indess noch der Ausgang des vorderen Querthales. Am undeutlichsten wurden diese Thalöffnungen bei den Selenodonten, indem hier die Innentuberkel sich sehr beträchtlich in die Länge streckten. Noch verstärkt wird diese Sperrung der Thalöffnungen dadurch, dass in Folge der Abnutzung, die in erster Linie die vordere Kante der sogenannten Monde betrifft, diese Innentuberkel mit dem Hinterhorn des vorhergehenden Außenmondes in innige Berührung treten. Es kommt aber nicht bloß Sperrung der Thäler zu Stande, sondern es erhält der Zahn ein Aussehen, als ob die Öffnungen dieser Thäler überhaupt an ganz anderer Stelle zu suchen wären. Es schließen nämlich beim frischen Zahne die Innentuberkel und die Hörner der Außenmonde nicht dicht an einander, sondern sind durch je einen Spalt getrennt. In Folge der Abkauung schließt sich nun je eine dieser vor und hinter dem Innentuberkel — Mond — gelegenen Spalten, und zwar ist dies der Fall mit der hinteren. Es bekommt sonach den Anschein, als ob sich das erste Querthal hinter dem ersten Innenmonde öffne. Man wird in dieser Täuschung noch bestärkt dadurch, dass im Unterkiefer die Monde ohnehin etwas nach vorwärts geneigt erscheinen, wodurch die hinter denselben befindlichen Spalten noch etwas mehr aus einander klaffen als die vorderen. Der Ausgang des hinteren Querthales freilich wird auf diese Weise wenig alterirt, sondern erhält sich ziemlich deutlich.

Um auf die Perissodactylen zurückzukommen möchte ich hier nur nochmals erwähnen, dass zwischen dem Zahne ihrer muthmaßlichen condylarthren Vorläufer — der Phenacodontiden und dem der ältesten Unpaarhufer eigentlich gar kein wesentlicher Unterschied be-

steht, wie ein Vergleich der auf Taf. V abgebildeten Gebisse von Phenacodus und Hyracotherium ergeben dürfte. Der Zahn des ersteren ist nur noch bunodontenähnlicher, doch giebt es solche bunodonte Formen auch noch unter den Perissodactylen, ich erwähne nur Palaeosyops.

Was die Pferde und Chalicotheriiden anlangt, so erhob sich neben dem primären Innenzacken noch ein neuer — vierter Innentuberkel, der mit diesem verschmolz und mit ihm die Doppelschlinge *aa* Rütimeyer des Pferdezahnes bildete. Die weiteren Veränderungen des Perissodactylen-Molars bestehen dann nur noch in Ausgleichung der ursprünglich ungleich hohen einzelnen Hervorragungen der Zahnkrone und inniger Verbindung derselben; ferner darin, dass die hintere Hälfte des Zahnes die gleiche Größe erlangte wie die vordere und zuletzt im Prismatischwerden des Zahnes.

Die Molaren des Oberkiefers. Wie die unteren, so bestehen auch die oberen Molaren ursprünglich aus Höckern, von denen zwei auf der Außenseite befindlich sind und die sogenannte Außenwand bilden. Diese Außenwand Rütimeyer's greift über die Außenseite der unteren M herüber. Daneben ist in der primitivsten Organisation noch ein Innentuberkel vorhanden. Cope nennt diesen Zahn den Tritubercularlypus. Derselbe findet sich noch heut zu Tage bei den gleichen Thieren, welche auch den erwähnten Sectorialtubercular-Typus aufweisen, und erinnert sehr an die Molaren vieler Fleischfresser. Wie sich nun aus diesem Zahn die Molaren der Phenacodontiden, der einen Gruppe der Condylarthra, entwickelt haben, ist freilich zur Zeit nicht bekannt, dagegen sehen wir bei der zweiten Gruppe — den Periptychiden — Vorgänge, die recht wohl über die Entstehung der Ungulatenmolaren Aufschluss zu geben geeignet sind. Cope bezeichnet noch mit vollem Rechte die Molaren der Periptychiden als trituberculär. Zu diesen drei Tuberkeln gesellen sich aber bei einem Theile dieser Formengruppe eine Anzahl sekundärer Höcker — Periptychus, Conoryctes — von denen namentlich die beiden neben dem Innentuberkel befindlichen sich gewaltigen Wachsthums erfreuen. Es wäre gar nicht unmöglich, dass sie diesen zuletzt zu einer bloßen Basalwarze herabdrücken würden. Es käme auf diese Weise ein Zahn mit zwei Innentuberkeln, im Ganzen also vier Haupthöckern und einer Anzahl Nebenhöcker, zu Stande. Solche Formen giebt es aber wirklich unter den Artiodactylen. Wichtiger scheint indess fast noch die Veränderung zu sein, welche Anisonchus zeigt, dessen Außentuberkel noch dazu lebhaft an die Außenmonde der Selenodonten erinnern. Bei diesem tritt

einzig und allein am Hinterrande des Zahnes ein sekundärer Innenhöcker hinzu, durch dessen Vergrößerung ebenfalls ein vierhöckeriger Zahn zu Stande kommt.

Statt dass jedoch bei dem erwähnten Periptychus der Innentuberkel verschwände, könnte derselbe vielmehr auch erhalten bleiben, woraus alsdann ein fünftuberculärer Zahn resultiren würde. Sehr zu Gunsten dieser Annahme dürften die Verhältnisse im Zahnbau von Entelodon und dem Leptochoerus Leidy, außerdem auch der merkwürdige Pantolestes sprechen, bei denen insgesammt der unpaare Tuberkel ganz an der gleichen Stelle sich befindet wie bei Periptychus. Den Zahn von Pantolestes bezeichnet Cope geradezu als tritubercülär. Jedenfalls dürfen wir diesen Tritubercülartypus unbedenklich als den Ursprung des Artiodactylenzahnes betrachten. Der Einwand, dass die Zähne der Paarhufer sicher eben so lang als breit, die der Condylarthra aber außerordentlich kurz seien, wird wohl dadurch hinfällig, dass auch bei vielen älteren Typen der Paarhufer die Breite des Zahnes die Länge desselben bedeutend übersteigt, z. B. Dichobune, Anthracotherium.

Die ältesten Artiodactylen besitzen bekanntlich fünf Höcker, beziehungsweise Monde, von denen der unpaare bald in der vorderen, bald in der Hinterhälfte sich befindet. Ob dieses unpaare Stück nun als primärer Innentuberkel, der alsdann seinen Platz bei den einen nach vorn, bei den anderen nach hinten zu geändert hätte, aufzufassen sei oder ob wir die Existenz eines sechsten Höckers oder Mondes annehmen müssen, worauf dann bei den einen in der vorderen, bei den anderen in der hinteren Zahnhälfte der Zwischenhöcker oder Mond resorbirt worden wäre, ist schwer zu entscheiden. Die Verhältnisse bei Dichobune scheinen für die Annahme eines sechsten Tuberkels zu sprechen, wenigstens ist ein solcher bei frischen Zähnen angedeutet.

Die Umwandlung der Höcker in Monde betraf bei den Artiodactylen anscheinend alle diese Tuberkel zu gleicher Zeit, nur bei den Anoplotheriiden, gestalteten sich lediglich die Außentuberkel zu Monden um. Zuletzt wurde dann noch der unpaare Mond oder Tuberkel resorbirt.

Der Zahn der Phenacodontiden, der Vorläufer der Perissodactylen, ist wohl gleichfalls aus einem tritubercülären hervorgegangen und zwar vermuthlich in der Weise, dass sich am Hinterrande des ursprünglich dreiseitigen Zahnes ein neuer Innentuberkel

erhob, der Anfangs als einfache Basalbildung auftrat. Gleichzeitig schob sich überdies je ein kleiner Zwischentuberkel zwischen jedem Außen- und Innentuberkel ein. Wir kennen zwar keine Formen, bei denen sich dieser Process direkt beobachten ließe, gleichwohl ist derselbe überaus wahrscheinlich. Diesen sechshöckerigen Zahn zeigen die Phenacodontiden und zwar ist die Anordnung dieser Höcker die gleiche, wie bei den entsprechenden Molaren der Perissodactylen. Wir werden daher kaum fehl gehen, wenn wir diese letzteren von den ersteren ableiten; es bedurfte lediglich innigerer Verbindung der einzelnen Tuberkel unter einander, um den Perissodactylenzahn aus dem der Phenacodontiden zu entwickeln. Die Verbindung der einzelnen Höcker geschieht dann in der Weise, dass die Außentuberkel mit einander zu einer sehr festen Außenwand verschmelzen, und außerdem noch mit dem unter einander verketteten Zwischen- und Innentuberkel der gleichen Zahnhälfte in mehr oder weniger innige Berührung treten. Es entstehen auf solche Weise die Joche. Am innigsten ist diese erwähnte Verbindung bei den Rhinoceriden, weniger bei den Tapiriden. Die Tuberkel sind bei der Pferdereihe noch am besten sichtbar, bei den Chalicotheriiden scheint der Zwischenhöcker sehr bald resorbirt worden zu sein.

Die Außenwand erhielt sowohl bei vielen Perissodactylen als auch Artiodactylen Verstärkungen, bestehend in Höckern oder leistenartigen Vorsprüngen; besonders treten solche auf in der Mitte und an beiden Enden dieser Außenwand; es sind dies zweifellos nur sekundäre Erscheinungen und nicht die wesentlichen Bestandtheile des Zahnes, wie Forsyth Major (Palaeontographica Bd. XXII, Nagerüberreste) zu glauben scheint.

Aus den obigen Betrachtungen ergiebt sich mit Bestimmtheit, dass die eigentlichen Elemente des Zahnes in den Tuberkeln zu suchen sind. Es dürfte sich daher sehr empfehlen, auch in Deutschland diese den Franzosen (dieselben gebrauchen den Ausdruck »Denticules«) gang und gäbe gewordene Vorstellungsweise anzunehmen, und die Joche und Monde lediglich als eine Modifikation der Tuberkel zu betrachten und die Bezeichnungen bunodont, lophodont und selenodont weniger kräftig hervorzuheben. Es hängt dies eben mit der lange Zeit üblichen Annahme zusammen, als wäre Lophiodon mit seinem freilich typischen Jochgebiss das erste und primitivste Hufthier überhaupt und müssten von ihm alle übrigen abgeleitet werden, während doch gerade

im Gegentheil diese Form als eine bedeutend specialisirte und hinsichtlich ihrer Zahnzahl auch ziemlich reducirte sich erweist. Was die Unterkieferzähne betrifft, so hat die Bezeichnung »Lophodont« bei den Equiden und Chalicotheriiden überhaupt gar keinen rechten Sinn, indem man hier eben so gut wenn nicht besser von Außenmonden sprechen könnte.

Die Prämolaren.

Diese Zähne waren ursprünglich nichts Anderes als seitlich komprimirte Hügel, deren höchster Punkt ungefähr in der Mitte liegt, und die von da aus nach vorn und hinten hin allmählich abfallen. Auch die oberen besaßen vermuthlich Anfangs nur je zwei Wurzeln. Der vorderste wurde in vielen Fällen bald einwurzlich.

Im Allgemeinen hat sich die Stammform der Prämolaren bei den bunodonten Artiodactylen noch am besten erhalten. Es zeigt dieser primitive Typus noch viel Ähnlichkeit mit den Prämolaren der Fleischfresser. Der Unterschied zwischen diesen und den Hufthieren besteht hinsichtlich der Pr ausschließlich darin, dass die der ersteren fast keine Veränderungen erfahren — nur der hinterste Oberkiefer-Pr erhält einen kleinen Innentuberkel und streckt sich in die Länge — weil eben hierfür kein Bedürfnis besteht. Die der Hufthiere jedoch erhalten bedeutende Verstärkungen durch Innentuberkel, so dass sie zuletzt sogar das Aussehen von Molaren bekommen können.

Schon bei den Condylarthra haben diese Zähne derartige Veränderungen erfahren; bei den Formen, welche den Artiodactylen nahe stehen, zeigen sich solche Verstärkungen zwar nur am letzten Pr des Oberkiefers, als kräftiger Innentuberkel, bei den Vorläufern der Perissodactylen hingegen — den Phenacodontiden — hat nicht nur dieser Zahn, sondern auch der entsprechende des Unterkiefers schon nahezu die Zusammensetzung eines Molaren erlangt. Die vorderen Pr aber haben sich noch nicht verändert.

Die Prämolaren des Oberkiefers der Artiodactylen verhalten sich wie die der condylarthren Stammeltern sehr konservativ, nur der hinterste hat einen Innentuberkel entwickelt von der gleichen Größe wie der Außentuberkel. Erst bei den geologisch jüngeren Selenodonten bekommen auch die vorderen Pr je einen Innenmond, entstanden aus dem kleinen Innentuberkel der oberen Pr von Dichobune. Im Unterkiefer bilden sich an dem Pr auf der Innenseite koulissenartig vorspringende Lamellen, schräg zur Längsachse des

Zahnes gestellt. Diese Komplikation tritt zwar bei allen Zähnen zugleich auf, ist aber am ausgesprochensten bei dem hintersten. Die Pr der Bunodonten entwickeln nur kleine Innenhöcker, nur der obere Pr_1 erhält noch einen zweiten Außenhöcker und vergrößert sich dieser Zahn gleich den übrigen außerdem noch durch Hinzutreten von zahlreichen Warzen, die sogar oft in Folge ihrer Größe die normalen Tuberkel verdecken können. Der vorderste Pr — Pr_4 ist bei den recenten Artiodactylen höchstens noch abnorm — als Atavismus — vorhanden, bei den tertiären ist derselbe immer kleiner geworden und auch schon bei vielen gänzlich verloren gegangen. Bei den Tylopoden erstreckte sich diese Reduktion in vielen Fällen sogar auf den Pr_3 des Oberkiefers und den Pr_2 des Unterkiefers, ohne dass hierfür die bleibenden sonderlich verstärkt worden wären. Bei den jüngsten Gruppen der Selenodonten, den Antilopinen, Bovina und Ovina, sind die Pr sogar prismatisch geworden. Sie gleichen halben Molaren. Bei manchen bald erlöschenden Formen der Artiodactylen ist die Komplikation der hinteren Pr sehr weit fortgeschritten — Dichodon — bei anderen beschränkte sie sich einzig und allein auf die Entstehung eines kleinen Kegels — Caenotheriidae.

Die älteren Perissodactylen haben gleichfalls noch sehr einfache Pr, doch weisen dieselben gegenüber den Artiodactylen schon bedeutende Fortschritte auf. Im Unterkiefer hat besonders die vordere, im Oberkiefer die hintere Hälfte der Pr die Hauptzunahme erfahren. Das Hinterjoch besteht bei den Prämolaren, so fern es überhaupt schon angelegt ist, nur aus einem einfachen, meist in die Länge gezogenen Tuberkel, im Oberkiefer senkrecht, im Unterkiefer parallel zur Längsachse des Zahnes stehend. Die Komplikation schreitet dann von hinten nach vorn zu immer um einen Zahn weiter vor und in dem gleichen Tempo nimmt unter normalen Verhältnissen der Pr_4 immer mehr an Stärke ab; er wird zuerst zu einem einfachen Stifte reducirt und verschwindet zuletzt gänzlich und zwar im Unterkiefer zuerst. Ein Theil der Unpaarhufer, die Equiden, brachten es sogar zur Bildung von prismatischen Prämolaren.

Es giebt jedoch auch Perissodactylen, bei welchen der Pr_4 bereits resorbirt wurde, ehe eine Komplikation der hinteren Pr eingetreten war. Diese Formen sind insgesammt ausgestorben. Der Grund hiervon ist auch nicht allzu schwer zu finden. Das Material zur Verstärkung der hinteren Pr lieferte der Pr_4 und die in Reduk-

tion begriffenen Caninen, welche sämmtlich proportional zu diesem Vorgange immer schwächer werden und zuletzt ganz verschwinden. Ist nun dieser Pr_4 oder der C schon früher atrophirt, so blieb für die Verstärkung der hinteren Pr wenig oder gar kein Material mehr übrig, es konnte daher keine Verstärkung der Gesammtkaufläche eintreten, was ja doch der Zweck der Komplikation der Pr ist. Diese Vergrößerung der Kaufläche war jedoch zu Anfang der Miocänzeit bereits höchst nothwendig, indem sich in dieser Periode der Charakter der Pflanzenwelt vollständig geändert hatte, und an Stelle der saftreichen Blattpflanzen, die bis dahin den Hufthieren zur Nahrung gedient hatten, die Gräser das Übergewicht in der Flora erhalten hatten. Sollte dieses Futter gehörig verarbeitet werden, so musste das Gebiss bedeutende Veränderungen erfahren und diese bestehen eben in erster Linie in der Verstärkung der Pr zum Zweck der Vergrößerung der Kaufläche. Es ist aber klar, dass Thiere, welche in dieser Beziehung nicht mehr veränderungsfähig waren, aus Mangel an geeigneter Nahrung zu Grunde gehen mussten. Solche Formen sind z. B. Lophiodon und Paloplotherium; betrachtet man ihr Gebiss, so fällt sofort die unverhältnismäßige Größe der Molaren gegenüber den Pr auf. Es hat fast den Anschein, als wäre bei den Vorläufern dieser Thiere die Substanz des Pr_4 bereits zur Verstärkung der Molaren aufgebraucht worden. Es giebt zwar auch sonst unter den Perissodactylen Formen mit unförmlich großen M und verhältnismäßig kleinen Pr, doch ist bei diesen in Folge der Existenz eines Pr_4 und der Stärke der Caninen noch Material genug vorhanden, um die Größendifferenz zwischen den M und Pr bis zu einem gewissen Grade auszugleichen — z. B. Amynodon.

Wir dürfen sonach den Pr_4 so wie die Caninen und Incisiven gewissermaßen als das Reservematerial zur Vervollkommnung des Gebisses betrachten.

Die auffallende Größenzunahme der Pr ist für die Perissodactylen von höchster Wichtigkeit. Bei den Artiodactylen ist diese Komplikation der Pr aus mehreren Gründen weniger nothwendig, denn erstens wird durch das innige Ineinandergreifen der oberen und unteren Backzähne die vorhandene Kaufläche schon an und für sich besser ausgenützt als bei den ersteren, bei welchen — namentlich bei Rhinoceros — die Oberflächen der einzelnen Zähne noch genug Lücken übrig lassen. Sodann ist ja ein Theil der Paarhufer — die Bunodonta — ohnehin nicht auf ausschließliche Pflanzennahrung angewiesen und endlich wird auch bei den Selenodonta der Gewinn,

der durch Verstärkung der Pr entstünde, abgesehen von dem innigen Ineinandergreifen der oberen und unteren M, auch durch die Fähigkeit des Wiederkauens völlig entbehrlich.

An und für sich wären indess wohl auch die Paarhufer fähig gewesen, ihren Pr die Struktur von M zu geben, doch besteht eben hierfür kein Bedürfnis. Nichtsdestoweniger treffen wir aber auch hier Formen, bei welchen die Pr ganz bedeutend an Umfang und Komplikation gewonnen haben, so besonders Dicotyles und Agriochoerus, deren hinterster Pr schon nahezu einem echten M gleicht. Auch bei vielen Hirschen ist dieser Process ziemlich weit gediehen, so z. B. bei Alces, Tarandus und selbst schon bei dem obermiocänen Micromeryx, so dass Rütimeyer sich veranlasst sah, die Prämolaren geradezu für reducirte Molaren zu halten, während doch in Wirklichkeit gerade im Gegentheil die Pr ursprünglich noch ganz einfach waren und erst allmählich eine komplicirtere Struktur erlangt haben.

Ob indess dieser Process noch bedeutende Fortschritte bei den Artiodactylen machen dürfte, ist wohl einigermaßen fraglich, denn erstens besteht hierfür kein besonderes Bedürfnis und zweitens scheint dieser Vorgang am liebsten einzutreten, so lange der Pr_4 noch nicht völlig verschwunden ist, was aber nunmehr bei allen recenten Paarhufern der Fall ist.

Die ursprüngliche Einfachheit und folglich auch allgemeine Ähnlichkeit der Pr der Artiodactylen sowohl als auch der Perissodactylen hat auch bereits Kowalevski anerkannt, ohne jedoch näher hierauf einzugehen und die Wichtigkeit dieser Thatsache gebührend hervorzuheben. Die Ausdrücke Heterodontie und Homodontie bedeuten also eigentlich keine fundamentalen Differenzen, sondern nur verschiedene Stadien im Laufe der geologischen und morphologischen Entwicklung der einzelnen Hufthiergruppen; die heterodonten Formen sind durchgehends die älteren, die homodonten die jüngeren Glieder bei jedem einzelnen Stamm.

Vergleicht man aber Perissodactylen und Artiodactylen hinsichtlich der Homodontie und Heterodontie, so ergiebt sich, dass die erstere bei den Unpaarhufern viel früher und häufiger auftritt als bei den Paarhufern. Unter den Perissodactylen hält die Zahl der heterodonten Formen der der homodonten fast das Gleichgewicht, unter den Artiodactylen ist die Zahl der wirklich homodonten im Vergleich zu den heterodonten verschwindend gering und die principielle Möglichkeit der Homodontie nur durch kleinere Verstärkungen

der Prämolaren angedeutet. Im Allgemeinen kann man daher die Homodontie als Eigenthümlichkeit der Unpaarhufer, die Heterodontie als solche der Paarhufer gelten lassen, jedoch darf man namentlich älteren Formen gegenüber auf diesen Zustand nicht allzuviel Gewicht legen.

Sowohl bei den Artiodactylen als auch bei den Perissodactylen ist die obere Zahnreihe kürzer als die untere, so dass bei geschlossenem Gebisse die obere an ihrem Vorder- und Hinterende von der unteren umfasst wird; es greift der vorderste untere Pr über den ersten Pr des Oberkiefers, und eben so der letzte untere M über den entsprechenden Zahn des Oberkiefers. Dieses Übergreifen des letzten unteren M über den oberen erfolgt unter allen Umständen, denn wenn auch der untere M_3 keinen dritten Lobus besitzt, wie das bei vielen älteren Perissodactylen — Rhinoceros — der Fall ist, so ist auch dafür der obere M_3 in seiner Hinterhälfte entsprechend modificirt. Immer ist der untere M_3 seinem Vorgänger hinsichtlich seiner Struktur wenigstens gleich, wenn nicht komplicirter; der obere M_3 dagegen ist oft schwächer als der M_2, oder höchstens demselben gleich, aber nie komplicirter.

Diese scheinbare Reduktion des letzten oberen M treffen wir nicht bloß bei Hufthieren, sondern auch bei Fleischfressern — z. B. Didelphis. Auch hier hat der untere letzte M die volle Größe und Struktur wie der ihm vorausgehende M. Bei den Raubthieren nehmen dann die M von hinten her immer mehr ab, bei den Hufthieren dagegen vervollkommnet sich auch der letzte obere M und erhält dann der letzte untere M seinen dritten Lobus. Der erste, vorderste M ist stets der vollendetste unter allen Molaren, alle Veränderungen treten bei ihm zuerst auf, — bei den Ungulaten freilich auch am zweiten gleichzeitig — eben so beginnen alle Verstärkungen der Prämolaren am Pr_1, es sind mithin der M_1 und der Pr_1 die charakteristischsten Zähne des ganzen Gebisses. Besonders gilt dies für die Fleischfresser, bei denen sich der hinterste obere Pr und der erste untere M zu den so charakteristischen Reißzähnen umgestaltet haben.

Caninen und Incisiven.

Diese Zähne haben bei den Condylarthren noch nahezu die gleiche Beschaffenheit wie bei den Fleischfressern. Es stellen

die Eckzähne lange, schwach gekrümmte spitze Stifte dar von gerundetem Querschnitt. Auch bei den ältesten Perissodactylen finden wir dieselbe Beschaffenheit der Caninen, eben so bei den älteren bunodonten Paarhufern. Bald aber nehmen dieselben an Stärke ab — Chalicotheriiden, Tapiriden — oder bekommen wenigstens einen eckigen Querschnitt — Equiden, Rhinoceriden —. Zuletzt verschwinden sie völlig wie bei diesen letztgenannten oder werden sehr stumpf wie die der Tapiriden.

Die Artiodactylen verhalten sich verschieden. Bei den Suiden werden diese Eckzähne sogar stärker und bilden sich zu plumpen abenteuerlichen Hauern um, nur bei Dicotyles bewahren dieselben ihre ursprünglichen Dimensionen, erhalten jedoch einen dreiseitigen Querschnitt. Die größten Veränderungen hat der untere Canin der Selenodonten, besonders der echten Ruminantier erlitten; derselbe schloss sich dicht an die Schneidezähne an und nahm auch die Gestalt eines solchen an. Xiphodontherium zeigt ebenfalls dieses Verhalten, nur wurde hier zum Ersatze für den Canin der vorderste untere Pr in einen Caninen verwandelt. Auch bei Caenotherium wurde der Canin zu einem Incisiven, eben so bei Oreodon. Die oberen Eckzähne gestalteten sich bei den Selenodonten zu langen, schmalen, dolchartigen Gebilden um — Palaeomeryx, Hydropotes, um aber dann um so rascher reducirt zu werden und zuletzt völlig zu verschwinden und zwar in demselben Verhältnis als das Geweih oder die Hörner kräftiger wurden. Nur bei Männchen treten diese Eckzähne noch bisweilen — eben so wie bei den Pferden — als atavistisches Merkmal auf. Die Cameliden haben ihre Caninen unverändert erhalten, bei den Anoplotheriiden, Xiphodon und Dichodon stellen sie morphologisch ein Mittelding dar zwischen Prämolaren und Schneidezähnen.

Die Incisiven sind ursprünglich starke, seitlich komprimirte Meißel. Was die der Perissodactylen betrifft, so verbreiterten sie sich bei den Equiden und Tapiriden zu Schaufeln, oder bekamen eine kugelige Krone — Chalicotheriiden — oder wurden zu eigenthümlichen Platten — indess nur die oberen — wie die der Rhinoceriden. Im Unterkiefer gingen sie bei diesen beiden letztgenannten Familien ziemlich bald verloren, bei Chalicotherium anscheinend auch im Zwischenkiefer, bei Rhinoceros erhielten sich oben noch einige wenige derselben, werden aber wohl später noch völlig ausbleiben.

Unter den Artiodactylen verhalten sich die Bunodonten sehr konservativ, erst bei den Schweinen verbreiterte sich der vorderste

obere I, auch ging sogar ein kleiner Theil dieser I schon verloren. Bei den Anoplotheriiden und Dichodon, ferner bei Hyopotamus erhielten sie sich zwar im Oberkiefer, erfuhren aber gleichwohl eigenthümliche Veränderungen. Die Oreodontiden, Caenotheriiden bewahrten die ursprüngliche Gestalt der Schneidezähne ziemlich gut, dagegen verschwanden die der Cameliden theilweise, die der Ruminantier gänzlich, während die des Unterkiefers zu breiten Schaufeln wurden. Bei Hippopotamus entwickelten sich sowohl Caninen als auch Incisiven zu mächtigen Stoßzähnen.

Das Milchgebiss.

Wir sehen, dass der letzte D des Unterkiefers und der vorletzte des Oberkiefers bei den Artiodactylen durchgehends komplicirter gebaut sind, als die wirklichen Molaren. Es ist sehr wahrscheinlich, dass diese Beschaffenheit der genannten Zähne schon sehr weit zurückdatirt, denn wir finden diese Organisation nicht bloß bei den Paarhufern selbst, sondern auch schon bei ihren vermuthlich condylarthren Vorfahren — den Periptychiden, Conoryctes[1] —. Selbst bei den Perissodactylen ist der Milchzahn stets größer als sein Nachfolger, bei einigen — Hyrachyus, Rhinoceros etc. — sogar noch bedeutend komplicirter.

Der Zweck hiervon ist ohne Weiteres klar, denn die hinteren Milchzähne sind es, welchen Anfangs die Funktion der Zerkleinerung der Nahrung zukommt. Hätten dieselben die Gestalt ihrer Nachfolger, der Prämolaren, so könnten sie diese Aufgabe nur höchst unvollkommen, ja bei weitaus der Mehrzahl der Hufthiere überhaupt nicht erfüllen, denn es stellen die Pr meist nur ganz einfache komprimirte Hügel dar, namentlich bei den geologisch älteren Formen.

Dass bei den Perissodactylen diese auffallende Komplikation der D nicht so weit gediehen ist, hat darin seinen Grund, dass hier die Pr sehr bald an einander schlossen und an Ausdehnung und Zusammensetzung gewannen, wodurch der Raum für die D wesentlich eingeschränkt wurde, während bei den Artiodactylen die Pr ihre ursprünglichen Dimensionen bewahrt haben. Zu diesem Zwecke — der Raumausfüllung — haben sich auch allem Anscheine nach die Pr von Dichodon und Rhagatherium so beträchtlich verlängert

[1] Cope, Tertiary Vertebrata. pl. 29 *d* fig. 2. American Naturalist 1884. pag. 797 fig. 4 *c*. — Taf. VI Fig. 30.

und differenzirt. Auch hier handelte es sich um Ausfüllung der Lücken zwischen den ursprünglich sehr weit abstehenden Pr. Wenn aber nur hier, nicht auch bei anderen Artiodactylen mit weit aus einander liegenden Pr diese Modifikation erfolgte, so ist eben zu bedenken, dass die beiden Genera Endglieder einer erlöschenden Formenreihe darstellen.

Die Streckung der D begann wohl schon bei den allerersten Condylarthren, erreichte aber vermuthlich bei den Phenacodontiden nur ein geringes Maß. Bei den Fleischfressern sind die hinteren D niemals komplicirter und größer als ihre Nachfolger, der obere Pr_1 und der untere M_1 — die Reißzähne. Eine scheinbare Ausnahme machen zwar die Feliden und älteren Musteliden, von denen die ersteren am unteren D_1 noch einen Talon, die letzteren noch einen Innentuberkel besitzen. Diese Bildungen sind aber hier lediglich atavistische Merkmale, Überbleibsel von hundeartigen Charakteren, da ja beide von hundeähnlichen Formen abstammen und das Milchgebiss ohnehin alte Merkmale lieber bewahrt, als das definitive.

Baume[1] hält das Milchgebiss für die Summe aller jener Zähne, welche im definitiven Gebisse keinen Platz mehr hatten, wesshalb sie nunmehr in einem früheren Stadium auftreten. Wenn diese Annahme richtig wäre, so müsste sich das Gebiss der Säugethiere, sowohl das der Fleischfresser wie das der Hufthiere hinsichtlich der Zahnzahl bedeutend geändert haben, in so fern nahezu ein Drittel aller Zähne, wenn nicht mehr, ausgestoßen worden wäre. Bei den ältesten Hufthieren, die wir kennen, den Condylarthra, hat das definitive Gebiss ganz wie bei allen älteren Ungulaten $\frac{3}{3}$ M $\frac{4}{4}$ Pr $\frac{1}{1}$ C $\frac{3}{3}$ I, das Milchgebiss $\frac{4}{4}$ D $\frac{1}{1}$ C $\frac{3}{3}$ I, die Summe aller Zähne beträgt somit 76. Die gleiche Zahnzahl mussten nun selbstverständlich auch die Stammformen zum mindesten besitzen, wenn anders die Baume'sche Ansicht richtig ist, denn die Zahl der Zähne kann bei den Säugethieren zwar ab-, niemals aber zunehmen.

Diese Stammformen sind aber bis jetzt noch nicht bekannt, und dürften auch schwer zu ermitteln sein. Wenn wir aber die ältesten bekannten Säugethiere betrachten, nämlich die jurassischen, so sehen wir neben einer großen Menge bereits ganz eigenthümlich

[1] R. Baume, Odontologische Forschungen. Leipzig. A. Felix, 1882.

differenzirter Formen auch solche, welche im Baue ihrer Backzähne schon entschiedene Beziehungen zeigen zu dem sectorialtuberkulären und dem Tritubercular-Typus, auf welchen Cope und anscheinend mit vollem Rechte alle Fleischfresser und Hufthiere zurückführt. Außerdem besitzen dieselben auch eine sehr hohe Zahnzahl. Ich meine die Gattungen Amblotherium, Achyrodon, Peraspalax, Stylodon und Peralestes[1]. Wenn auch bei diesen die oben angegebene Summe aller Zähne nicht mehr erreicht wird, so ist ihre Zahl doch schon eine auffallend hohe; sie beträgt bei den meisten 64, bei einem sogar, vorausgesetzt dass vier Incisiven vorhanden sind, 68.

Es liegen nun zwei Möglichkeiten vor. Entweder wurden bei diesen Formen wirklich bereits mindestens zwei I gewechselt, oder es fand noch kein Zahnwechsel statt. In dem ersteren Falle dürften wir dann in der That diese alten Säuger als die Ahnen der Hufthiere und Fleischfresser betrachten, so fern wir denselben überhaupt phylogenetische Bedeutung beilegen und die Baume'sche Annahme acceptiren: im letzteren Falle aber hätten wir dieselben als eine Seitenlinie zu deuten, von der allenfalls die fleischfressenden Marsupialier so wie die Insectivoren hervorgegangen sein könnten. Die fehlenden I hätten dann das Material geliefert für die Verstärkung der Molaren. Diese letztere Annahme hat fast mehr für sich, denn es sind diese jurassischen Formen doch schon ziemlich differenzirt. Auf jeden Fall aber geben sie uns eine ungefähre Vorstellung von der Organisation und dem Aussehen der ersten Vorfahren der Hufthiere und Fleischfresser, denn sicher standen sie denselben noch sehr nahe. Die Urform dieser letzteren wäre aber dann noch weiter zurückzuverlegen. Hierfür spricht auch die große Zahnzahl bei gewissen Cetaceen — Delphinus —, deren einzelne Zähne außerdem auch noch als einfache Kegel erscheinen und mithin den denkbar einfachsten Typus repräsentiren. Solche Zähne dürften wohl

---

[1] Owen, Fossil Mammalia of the Mesozoic Formation. Philosophical Transactions 1871:

Amblotherium p. 29 pl. II Fig. 1, 2 . . . mit $\frac{4}{4}$ I $\frac{1}{1}$ C $\frac{4?}{4}$ Pr $\frac{6?}{6}$ M.

Achyrodon pag. 37 pl. II Fig. 5—8 . . . . mit 4 Pr und 8 M Unterkiefer.

Peraspalax pag. 40 pl. II Fig. 9 . . . mit 1 C, 4 Pr und 7 M Unterkiefer.

Stylodon pag. 45 pl. II Fig. 14—19 . . . mit $\frac{4?}{4}$ I $\frac{1}{1}$ C $\frac{4}{4}$ Pr $\frac{7}{7}$ M.

Peralestes pag. 33 pl. II Fig. 3 . . . . mit wenigstens 6 M, sonst wenig bekannt.

auch den allerältesten Säugethieren eigen gewesen sein und zwar in einer jedenfalls noch größeren Menge als 76, denn es erfolgte die allmähliche Komplikation der bleibenden Backzähne zweifellos auf Kosten anderer Zähne.

Die Extremitäten.

Die im vorausgehenden Theil besprochenen Verhältnisse bestätigen durchgehends die von Kowalevski behauptete allmähliche Reduktion der Extremitäten, darin bestehend, dass bei den Perissodactylen die mittlere Zehe — Mc III, beziehungsweise Mt III, — bei den Artiodactylen zwei Zehen — Mc III und IV, und Mt III und IV — zuletzt von allen ursprünglich vorhandenen fünf Zehen übrig bleiben; sie sind es, welche in erster Linie die Körperlast zu tragen haben, während die seitlichen Zehen sich immer mehr vom Boden abheben und zuletzt völlig verschwinden, da sie keinen Zweck mehr zu erfüllen haben.

Diese allmähliche Reduktion durchläuft bei den einzelnen oben angeführten Formen die verschiedensten Stadien der Vollendung, den völligen Abschluss erreichen jedoch nur wenige Stämme der Hufthiere. Ein großer Theil stirbt aus, ohne es weiter als bis zu einem gewissen Grade der Modernisirung der Extremitäten gebracht zu haben: bei vielen anderen wieder sehen wir eine sehr frühzeitige Reduktion der Seitenzehen eintreten, ohne dass dieselbe von einer zweckmäßigeren Gruppirung der Hand- und Fußwurzelknochen, beziehungsweise Verschmelzung einzelner derselben, so wie von inniger Verbindung der übrig bleibenden Metapodien begleitet wäre; es ist dies die von Kowalevski so treffend als inadaptive Reduktion bezeichnete Veränderung der Extremitäten. Solche Formen giebt es indess nicht bloß, wie dieser Forscher geglaubt hat, unter den Artiodactylen, sondern auch, freilich nur in geringer Anzahl, unter den Perissodactylen — Meniscotherium und Macrauchenia. Eine andere, den Unpaarhufern nahestehende Gruppe der Hufthiere, die Hyraciden, haben die ursprüngliche Zahl, Beschaffenheit und Gruppirung der einzelnen Carpalien bewahrt und nur hinsichtlich der Zehenzahl eine Vereinfachung erfahren; in dem ersteren Punkte aber übertreffen sie, was Ursprünglichkeit anlangt, sogar die echten Vorläufer der Perissodactylen, die Condylarthra. Von allen Unpaarhufern hat es anscheinend einzig und allein der Pferdestamm zur Einzehigkeit gebracht, wobei die Seitenzehen bis auf kurze phalan-

genlose Griffel umgestaltet wurden, die Rhinoceriden kamen nie über die Dreizehigkeit hinaus, die Tapiriden und Chalicotheriden[1] behielten am Vorderfuße sogar die vollständige vierte Zehe[2], ganz wie dies auch bei den ältesten Gliedern des Pferde- und Rhinoceros-Stammes der Fall ist. Eine größere Zehenzahl ist bei echten Perissodactylen nicht bekannt, dagegen zeigen die muthmaßlichen Ahnen derselben, die Phenacodontiden an Vorder- und Hinterextremität noch fünf Zehen, von denen indess die beiden äußeren im Vergleich zu den übrigen schon bedeutend verkürzt erscheinen. So fern der von mir vermuthete genetische Zusammenhang zwischen der genannten Gruppe der Condylarthra und den Perissodactylen in Wirklichkeit besteht, so werden wir höchst wahrscheinlich Formen kennen lernen, bei welchen die Reduktion am Hinterfuße die beiden äußersten Zehen ungefähr zugleich und in gleichem Verhältnisse betroffen hat, während sie sich am Vorderfuße vorerst nur auf den Daumen erstreckte.

Gleichzeitig mit dieser Reduktion der Seitenzehen findet auch eine Änderung in der Anordnung der Carpalien und Tarsalien statt. Während bei den Condylarthra diese Knochen nebst den Metapodien noch in Reihen gestellt waren, gleich wie bei allen älteren fünfzehigen Säugethierformen, so dass jedes Carpale der unteren Reihe immer nur mit einem Carpale der oberen Reihe und einem Metacarpale artikulirte und auch im Tarsus die Verbindung der einzelnen Knochen unter einander eine sehr lose war, in so fern der Calcaneus nicht weiter herabreichte als das Naviculare und dieses vom Cuboid noch völlig getrennt war, tritt nunmehr eine viel innigere Verbindung der einzelnen Fuß- und Handwurzelknochen unter einander und mit den Metapodien ein; es artikuliren nunmehr wenigstens die mittleren Carpalia der zweiten Reihe wenn möglich mit je zwei Carpalien der oberen Reihe und mit je zwei Metacarpalien, und auch im Tarsus tritt wenigstens in so fern eine Verbesserung ein, als das Cuboid sehr tief zwischen Calcaneus und Astragalus hereingreift und zugleich auch

[1] Wenigstens Titanotherium.

[2] Dieser Umstand spricht dagegen, dass diese beiden im Skelet bekannten Phenacodus-Arten die wirklichen Stammeltern der Pferde seien, da diese letzteren nothwendigerweise einen Ahnen haben müssen, bei dem die beiden Außenzehen am Hinterfuße zugleich verschwunden sind, während sich an der Hand die äußerste Zehe Mc V mit Phalangen nahezu unverändert erhalten hat. Dagegen steht gerade nichts im Wege, von diesen beiden Phenacodus die Palaeotheriiden abzuleiten, da dieselben nur drei Zehen an jeder Extremität besitzen.

noch das mittlere Metatarsale — Mt III — berührt. Der Zweck dieser Änderung ist ohne Weiteres klar: es wird durch diese innigere Verbindung der einzelnen Knochen eine größere Festigkeit der Extremitäten erzielt, die nunmehr ausschließlich der Lokomotion und nicht auch zugleich noch als Greiforgan zu dienen haben. Ganz dem entsprechend verwandeln sich auch die ursprünglich als Krallen entwickelten Endphalangen in Hufe, die dem Körper eine bessere Basis abgeben und beim Laufe ein kräftigeres Abschnellen ermöglichen.

Die verschiedenen Veränderungen der Extremitäten bei den Artiodactylen hat Kowalevski so eingehend geschildert, dass ich mich sehr kurz fassen kann. Die Zahl seiner »inadaptiv-reducirten« Formen hat sich durch die Gattungen Xiphodontherium, Lophiomeryx, Poëbrotherium vermehrt, und dürfte wohl auch noch Dichodon und Rhagatherium denselben beigezählt werden, abgesehen von anderen nur im Gebiss bekannten Paarhufern. Höchst wahrscheinlich war jedoch bei einem der eben genannten Typen, nämlich bei Lophiomeryx, bereits Verschmelzung von Naviculare und Cuboideum erfolgt. Ob diese inadaptiv-reducirten Paarhufer sämmtlich ausgestorben sind, ohne Hinterlassung direkter Nachkommen, möchte ich, wenigstens mit Rücksicht auf Poëbrotherium, einigermaßen in Zweifel ziehen. Am günstigsten für die Erhaltung eines Artiodactylenstammes war es wohl, wenn die Canonbildung und die Vereinigung des Magnum mit dem Trapezoideum so wie die von Naviculare und Cuboideum in jenem Momente erfolgte, als gerade die seitlichen Metapodien in ihrer Mitte aufgelöst wurden, ein Stadium, welches Gelocus zeigt.

Interessant sind die verschiedenen Stufen in der Vollendung des Canons, in der Reduktion der Seitenzehen und der Adaption des Carpus und Tarsus. Wir bekommen, von Dichobune ausgehend, folgende Reihe:

Dichobune. Zwei große freie mittlere Metapodien, die mittleren Metatarsalien mit langen Fortsätzen am proximalen Ende zur Erreichung der Processus am Cuboideum und Naviculare, die in Folge der Höhe dieser Knochen sehr weit von den Metatarsalien abstehen. Seitenzehen ziemlich dünn, aber noch vollständig mit Phalangen, und am Carpus und Tarsus artikulirend. Taf. II Fig. 5, 10.

Bachitherium. Mittlere Metatarsalien und Metacarpalien noch frei, erstere mit sehr langen proximalen Processus. Das sehr hohe Cuboscaphoid lässt noch die Verschmelzung aus zwei ursprünglich getrennten Knochen erkennen. Zähne jedoch fortgeschrittener als Gelocus.

Gelocus. Beginn der Verschmelzung der mittleren Metapodien und gewisser Carpalien und Tarsalien, Durchbrechung der sehr dünnen seitlichen Metapodien. Cuboscaphoid noch sehr hoch.

Prodremotherium. Der Canon ist sowohl an der Vorder- als an der Hinterextremität viel solider geworden, zeigt jedoch die Naht noch sehr deutlich. Auch die Processus an den Metatarsalien sind noch ziemlich deutlich abgesetzt, das Cuboscaphoid ist noch sehr hoch, das Cuboid hat sogar noch eine kleine Facette für das Metatarsale V, das gleich dem Mt II in seinem proximalen Theil — nur dieser bekannt — als flaches schuppenförmiges Griffelbein entwickelt, mit dem Canon aber noch nicht wie das Mt II verwachsen ist. Das Metacarpale III ist noch auffallend hoch. Taf. III Fig. 2, 4. Taf. IV Fig. 5.

Dremotherium, sehr ähnlich Prodremotherium. Taf. IV Fig. 1.

Palaeomeryx. Unter diesen giebt es alle allmählichen Übergänge von der Extremität des Prodremotherium bis zu der der echten Hirsche. Das Cuboscaphoid wird verhältnismäßig immer niedriger, die hinteren Processus des Metatarsus dem entsprechend immer kürzer: die proximalen Facetten der Mc III und Mt III, ursprünglich die von Mc IV und Mt IV beträchtlich überragend, rücken zuletzt nahezu in das gleiche Niveau mit diesen. Die erwähnten Processus der Tarsalien sind am Ende gar nicht mehr kenntlich, nur der Fortsatz des Mt IV erhält sich als schmale niedrige Leiste. Mit der immer weiter fortschreitenden Reduktion der seitlichen Metatarsalien, insbesondere des Mt II wird das diesem entsprechende Cuneiforme II immer kleiner und verschwindet zuletzt völlig — es verschmilzt nicht, wie Kowalevski meint, mit dem Cuneiforme III. — Seitenzehen nur mehr am Vorderfuße — wohl meist der distale Theil — erhalten. Taf. IV Fig. 3, 7.

Antilopiden. Alle proximalen Flächen der Metapodien in gleicher Höhe. Seitenzehen auch am Vorderfuße so gut wie völlig verschwunden. Taf. IV Fig. 14.

Die Abstammung der Artiodactylen von einer fünfzehigen Stammform ist zwar noch nicht direkt erwiesen, wenigstens kennt man noch kein fünfzehiges Hufthier, das sich zu denselben in so nahe Beziehung bringen ließe wie dies zwischen den Perissodactylen und den Phenacodontiden der Fall ist. Gleichwohl machen es die Verhältnisse im Zahnbau der Periptychiden sehr wahrscheinlich, dass wir in denselben oder doch wenigstens in denselben sehr nahestehenden Formen den Ursprung der Artiodactylen zu

suchen hätten. Dass die Paarhufer von einer fünfzehigen Form ausgegangen sind, wird durch die Embryologie in so fern bestätigt, dass nach Baur beim Schweineembryo in einem gewissen Stadium noch ein Metacarpale I, allerdings nur aus Vorknorpel bestehend, auftritt.

Beziehungen der Hufthiere zu den übrigen Säugethieren.

Ich habe gezeigt, dass, je weiter wir in den Entwicklungsreihen der Perissodactylen und Artiodactylen zurückgehen, die Caninen, Incisiven, Prämolaren und Molaren immer mehr eine Struktur annehmen, welche derjenigen, welche wir bei den Fleischfressern finden, sehr nahe kommt, ja es giebt sogar Formen unter den Ungulaten, von denen Cope — der Entdecker derselben — nicht mit Entschiedenheit anzugeben wusste, was für eine Stellung dieselben im Systeme einzunehmen hätten, so z. B. Conoryctes, Achaenodon. Ganz wie mit dem Gebiss verhält es sich aber auch mit der Schädelform; die so charakteristische Einlenkung des Unterkiefers am Schädel stimmt bei diesen noch mit der der Fleischfresser überein; der Gesichtstheil ist beträchtlich in die Länge gezogen, während die Gehirnkapsel sich immer mehr abflacht; der Humerus erscheint am Epicondylus medialis perforirt; Ulna und Fibula sind noch nicht in ihrer Mitte durchbrochen und artikulirt die letztere noch auf eine gute Strecke mit dem Astragalus; dazu werden die Metacarpalien und Metatarsalien immer kürzer, während ihre Zahl zunimmt, und was die so wichtigen Carpalien und Tarsalien betrifft, so kommen dieselben in ihrer Gruppirung und Gestalt der ursprünglichen Grundform immer näher, es sind dieselben wie bei Fleischfressern und Insectivoren in einfache Reihen gestellt. Die Endphalangen schließlich zeigen eine Beschaffenheit, dass man im Zweifel sein könnte, ob man noch von Hufen oder schon von Krallen oder Nägeln sprechen sollte. Kurz es gehen zuletzt die Endglieder der Hufthiere ganz in den Formenkreis der Fleischfresser über und sind wir daher berechtigt, die Ungulaten von Fleischfressern abzuleiten.

Schwierig zu beantworten bleibt nur die Frage, ob diese gemeinsame Stammform noch marsupial war, in welchem Falle wir vielleicht auch noch die Entdeckung marsupialer Hufthiere zu erwarten hätten — von den Kangaroos sehe ich hier gänzlich ab[1] —, oder

[1] Es bilden dieselben wohl einen gesonderten Stamm, der, wie Cope glaubt, vielleicht mit Plagiaulax zusammenhängt.

ob sie bereits placental war, in welchem Falle dann alle Fleischfresser noch eine Zeit lang, etwa bis zur Abscheidung der Hyracoidea und Condylarthra als Beutelthiere fortexistirt hätten.

Wie ich schon bei Besprechung des Milchgebisses hervorgehoben habe, zeichnen sich die Hufthiere gegenüber der zum Vergleiche herangezogenen Gattung Didelphis durch ihre hohe Zahnzahl aus, namentlich besitzen sie gleich den aus denselben Stammformen hervorgegangenen echten Carnivoren, Lemuriden und Quadrumanen eine große Zahl von Milchzähnen. Wenn nun, was höchst wahrscheinlich ist, zwischen all den genannten Gruppen und den marsupialen Fleischfressern, den Chiropteren, Insectivoren und Creodonta ein genetischer Zusammenhang bestand, und das Milchgebiss die Summe aller jener Zähne repräsentirt, die aus dem definitiven Gebisse verdrängt worden sind, so stellen die ersteren einen sehr konservativen Formenkreis dar, in so fern sich ihre ursprüngliche Zahnzahl nicht beträchtlich geändert hat, während die letzteren als sehr reducirte Formen erscheinen. Freilich hat dafür das Skelet bei diesen um so geringere Veränderungen erfahren, während die ersteren, namentlich die Hufthiere, insbesondere im Baue der Extremitäten wesentliche Modifikationen aufzuweisen haben. Weniger war dies der Fall bei den Carnivoren, in sehr geringem Grade bei den Lemuriden und Quadrumanen, wesshalb auch freilich gewissermaßen als Kompensation die Reduktion des Gebisses einen um so höheren Grad erreichte, ohne indess so weit fortzuschreiten — in Bezug auf das Milchgebiss — wie bei den Marsupialiern und Insectivoren.

Die Zahlenverhältnisse bezüglich der Molaren, Prämolaren, Milchbackenzähne, Caninen und Incisiven sind folgende:

Condylarthra, Perissodactyla, Artiodactyla u. Amblypoda: $\frac{3}{3}$ I $\frac{1}{1}$ C $\frac{4}{4}$ Pr $\frac{4}{4}$ D $\frac{3}{3}$ M[1]

Carnivora, nur bei Caniden erreicht: $\frac{3}{3}$ I $\frac{1}{1}$ C $\frac{4}{4}$ Pr $\frac{4}{4}$ D $\frac{3}{3}$ M[2]

[1] Im höchsten Falle, nur bei geologisch ziemlich alten Formen.

[2] Ich zähle den oberen R als Pr_1, den unteren R als M_1. Die meisten Carnivoren haben viel weniger Zähne, auch $\frac{4}{4}$ D scheint nicht mehr vorzukommen, selbst Cynodictis hat nur mehr $\frac{3}{3}$ D.

bei Amphicyon sogar: $\frac{3}{3}$ I $\frac{1}{1}$ C $\frac{4}{4}$ Pr $\frac{4}{4}$?D $\frac{3}{4}$ M

Lemuridae, nur noch bei Adapis: $\frac{2}{2}$ I $\frac{1}{1}$ C $\frac{4}{4}$ Pr $\frac{4}{4}$?D $\frac{3}{3}$ M[1]

Quadrumana höchstens: $\frac{2}{2}$ I $\frac{1}{1}$ C $\frac{3}{3}$ Pr $\frac{3}{3}$ D $\frac{3}{3}$ M

Creodonta höchstens: $\frac{3}{3}$ I $\frac{1}{1}$ C $\frac{4}{4}$ Pr $\frac{4}{4}$?D $\frac{3}{3}$ M[2]

Insectivora nur noch bei Talpa: $\frac{3}{4}$ I $\frac{1}{1}$?C $\frac{4}{3}$ Pr $\frac{3}{3}$ M — D zweifelhaft[3]

Raubbeutler: Didelphis: $\frac{5}{4}$ I $\frac{1}{1}$ C $\frac{3}{3}$ Pr $\frac{1}{1}$ D $\frac{4}{4}$ M[4]

Thylacinus: $\frac{4}{3}$ I $\frac{1}{1}$ C $\frac{3}{3}$ Pr $\frac{1}{1}$ D $\frac{4}{4}$ M

Sarcophilus: $\frac{4}{3}$ I $\frac{1}{1}$ C $\frac{2}{3}$ Pr $\frac{1}{1}$ D $\frac{4}{3}$ M.

---

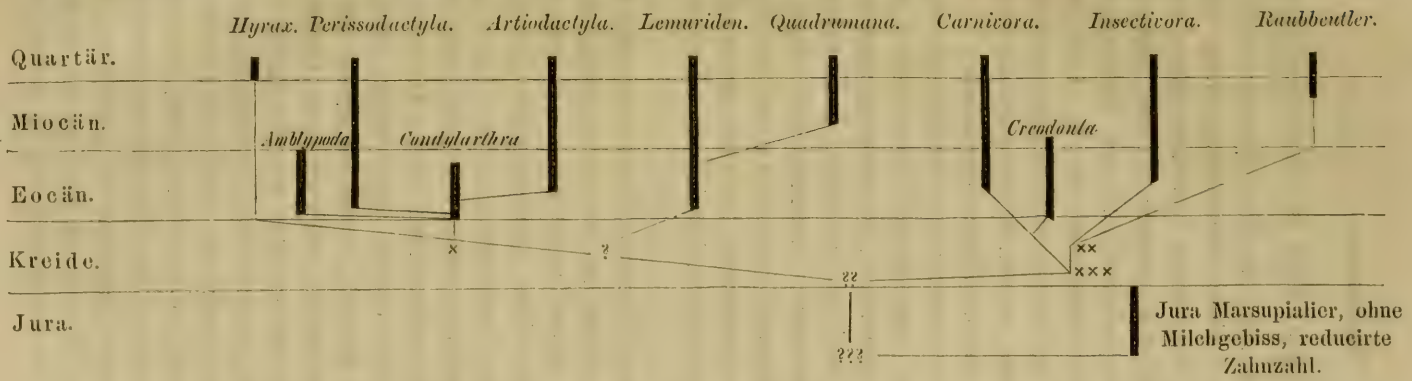
[1] Der Unterkiefer eines jungen Adapis Parisiensis mit letztem D hat zwischen diesem und der Alveole für den Caninen vier Alveolen. Dass der vorletzte D zweiwurzlig war, ist wohl zweifellos, dagegen scheinen davor noch zwei Zähne mit je einer Wurzel gestanden zu sein. Der Kiefer zeigt auch Alveolen für drei I. D.

[2] Dieses Maximum erreicht unter den europäischen Formen nur Proviverra.

[3] Ob der vierte untere I wirklich ein Incisiv sei oder ein Canin, ist nicht sicher zu ermitteln. Diese Angaben sind nur ganz provisorisch.

[4] Bei Didelphis kann über die Zahl und Bedeutung der einzelnen Zähne kein Zweifel sein. Schwieriger ist dagegen bei Thylacinus und Sarcophilus die Grenze zwischen Molaren und Prämolaren zu ziehen. Ich entscheide mich für die Bestimmungen in Giebel's Odontographie, die mit der Stärke der Abkauung besser harmonirt als die Gaudry'schen (Mammiféres tertiaires, pag. 16 fig. 7, 8). Es ist nämlich stets der erste M-artige Zahn stärker abgenutzt als der letzte Pr-artige; wäre die Gaudry'sche Zählung richtig, so müsste der erste M-artige Zahn die geringste Abnutzung aufweisen.

Der Zusammenhang dieser Säugethierstämme wäre etwa durch beiliegendes Schema zu veranschaulichen.



\+ Hufthier, aber mit primitiver Organisation des Carpus und Tarsus (Centrale Carpi). Obere M nach Tritubercular-, untere nach Tuberculärsectorial-Typus gebaut) Protungulata Marsh?

++ Marsupiale Carnivoren, mit stark reducirtem Milchgebiss, aber hoher Incisivenzahl.

+++ Raubbeutler von der Maximalzahnzahl der placentalen Fleischfresser.

? Nageltragende Endphalangen, Gebiss tritubercular und tuberculärsectorial.

?? Marsupiale Raubthiere, echter Tritubercular- und Tuberculärsectorial-Typus.

??? Marsupiale Raubthiere, einfache aber äußerst zahlreiche Zähne.

Die Proboscide, Cetacea, Sirenia und Rodentia, Edentata und pflanzenfressenden Marsupialier sind hier absichtlich bei Seite gelassen.

Ergebnisse.

Die vorliegende Arbeit führt mich zu folgenden Schlüssen:

1) Die Condylarthra sind für die Phylogenie der Paarhufer und Unpaarhufer von der höchsten Bedeutung, denn unter ihnen haben wir die fünfzehigen, bunodonten Vorläufer dieser beiden Ordnungen zu suchen. Die Existenz solcher Formen haben Cope und Kowalevski schon längst vermuthet. In der That sehen wir, je ältere Formen dieser beiden Ordnungen wir ins Auge fassen, wie die Zähne immer massiver und Omnivoren-ähnlicher werden, wie die Joche, beziehungsweise Monde, eigentlich nur noch als in die Länge gezogene und zugleich gekrümmte Höcker erscheinen.

2) Als Ahnen der Perissodactylen dürften sich die Phenacodontidae erweisen, und zwar hängt Phenacodus selbst sehr innig mit der Pferdereihe zusammen. Die Stammformen der übrigen Unpaarhufer sind nicht so leicht zu ermitteln, doch haben sich die Chalicotheriidae wahrscheinlich ebenfalls von einem Phenacodus abgezweigt. Die ältesten Tapiriden und Rhinoceridae sind sehr nahe mit einander verwandt. Es wäre sehr wohl möglich, dass ihr gemeinsamer Stammvater bereits sich als ein echter Perissodactyl erwiese.

3) Macrauchenia und Meniscotherium sind Perissodactylen, die sich zwar in Bezug auf das Gebiss modernisirt haben, im Baue der Extremitäten jedoch noch auf einem sehr primitiven Stadium erhalten haben. Sie bilden gewissermaßen das Gegenstück zu den »inadaptiv reducirten« Paarhufern.

4) Unter den Perissodactylen treffen wir auch sonst noch viele Formen, welche vollständig ausgestorben sind. Die Ursache ihres Unterganges ist wahrscheinlich in der allzu frühen Reduktion des Gebisses zu suchen. Es ist nämlich gerade bei diesen der vorderste Prämolar — Pr_1 — verschwunden, während jene Perissodactylen, bei welchen sich derselbe länger erhalten hat, bis in die Gegenwart oder doch wenigstens bis ins obere Tertiär fortdauern. Dieser vierte Pr, so wie die Caninen und theilweise auch die Incisiven, haben nämlich das Material geliefert zur Verstärkung der hinteren, molarähnlich gewordenen Pr, wodurch die Vergrößerung der Gesammtkaufläche erzielt wurde. Diese Zunahme der Kaufläche ist aber für die Ernährung von höchster Wichtigkeit und wurde zu Beginn der Miocänzeit geradezu eine Nothwendigkeit, da in dieser Periode die

harten Gräser über die bis dahin vorherrschenden saftreichen Blattpflanzen das entschiedene Übergewicht erlangt hatten, diese Gräser aber sehr viel sorgfältiger zerkleinert werden mussten, sollte der in denselben enthaltene Nahrungsstoff möglichst vollständig vom thierischen Organismus aufgenommen werden. Es konnten daher jene Formen, welche den Pr_4 bereits früher verloren hatten und deren C und I schon früher schwächer geworden waren, die übriggebliebenen Backzähne nicht genügend verstärken und mussten endlich bei dem Mangel an geeigneter Nahrung zu Grunde gehen.

Der vordere Pr_4 so wie Caninen und Incisiven stellen somit gewissermaßen das Reservematerial dar, auf dessen Kosten die Komplikation der hinteren Pr erfolgte.

5) Die Ursache des Aussterbens der Perissodactylen dürfte sonach im Gegensatze zu den Artiodactylen in der geringen Adaptionsfähigkeit des Gebisses zu suchen sein, bei den Paarhufern aber darin, dass mit der Reduktion der Seitenzehen nicht auch eine zweckmäßigere Gruppirung der Carpalien und Tarsalien so wie die Verschmelzung der mittleren Metapodien Hand in Hand ging. Es ist jedoch auch bei diesen aussterbenden Unpaarhufern die Reduktion der Seitenzehen immerhin schon verhältnismäßig weiter fortgeschritten als bei den sich forterhaltenden Gliedern dieses Stammes, so z. B. bei Paloplotherium. Nur Meniscotherium und Macrauchenia dürften ausschließlich in Folge des geringen Anpassungsvermögens des Carpus und Tarsus zu Grunde gegangen sein.

6) Die Hyracidae sind von einer bunodonten, fünfzehigen Urform abzuleiten, von der sich auch die Condylarthra abgezweigt haben: doch besaß dieselbe noch eine Anzahl Charaktere — primitive Anordnung und Zahl der Carpalien und Tarsalien, die den Condylarthra bereits abhanden gekommen sind. Die weitere Entwicklung der Hyraciden erfolgte sodann nach dem Perissodactylentypus, nur Carpus und Tarsus behielten ihre ursprüngliche Organisation, weil dieselbe für die Nager-ähnliche Lebensweise dieser Thiere ganz ausgezeichnet geeignet ist.

7) Die Artiodactylen stammen gleich den Perissodactylen von den Condylarthra ab: ihre eigentlichen Vorfahren sind zwar noch nicht bekannt, dürften aber nicht allzu verschieden sein von den Periptichyden.

8) Den bunodonten Artiodactylen stehen die Gattungen Conoryctes und Achaenodon sehr nahe — der letztere ist, obwohl seine Extremitäten noch nicht bekannt sind, und Cope ihn gar bei

den Insectivoren anführt, doch zweifellos ein Hufthier und gehört vielleicht sogar in die Nähe der Periptychidae. Für die Verwandtschaft von Conoryctes — einem echten Periptychiden — mit den Artiodactylen spricht vor Allem der Umstand, dass sein Milchgebiss sich zu dem definitiven ganz so verhält wie das der Artiodactylen. Auch hier hat der hinterste D des Oberkiefers ganz die Struktur eines Molaren; der vorletzte ist ebenfalls nach vorn zu verlängert, hat dreiseitigen Querschnitt und zwei Außenhöcker und einen großen Innenhöcker — diesen in der Nähe des Hinterrandes.

9) Diese merkwürdige Komplikation der D bei den Artiodactylen kontrastirt auffallend mit der Einfachheit der Prämolaren, ist aber eine absolute Nothwendigkeit, da die D wirklich und zwar ziemlich lange funktioniren. Auch bei den Perissodactylen sind die D viel komplicirter als die Pr, bei manchen — Rhinoceriden — erreicht sogar der vorletzte D des Unterkiefers einen viel komplicirteren Bau als ein M, gerade wie der letzte untere D der Artiodactylen. Ähnliche Verhältnisse existiren zweifellos auch schon bei den Condylarthren. Bei allen Gliedern dieser Ordnung hatten wohl die hinteren D wenigstens eine eben so komplicirte Struktur wie Molaren, und selbst bei den fleischfressenden Vorläufern der Condylarthra ahmte vermuthlich der letzte untere D bereits die Form des Reißzahnes, der letzte obere sogar vielleicht die eines M nach, wie bei Didelphis. Es wäre nicht unmöglich, dass der vorderste der vier oberen M der Marsupialier bei den Placentaliern aus dem definitiven Gebisse ausgeschieden und ins Milchgebiss getreten wäre.

10) Die Prämolaren waren ursprünglich bloß seitlich komprimirte Hügel — wie bei den Fleischfressern — durch Hinzutreten von Tuberkeln und Leisten — Koulissen — auf der Innenseite gewannen dieselben jedoch immer mehr an Komplikation; nur der letzte Pr des Oberkiefers wurde bei vielen Perissodactylen und den Suinen außerdem noch durch Entstehung eines zweiten Außenhöckers verstärkt. Bei vielen Hufthieren haben die Pr zuletzt die volle Zusammensetzung von Molaren erhalten, namentlich bei den Perissodactylen, — bei den Artiodactylen jedoch nur Agriochoerus, Dicotyles, Dichodon — doch ist auch bei den Paarhufern die Komplikation der Pr wenigstens bei den Endgliedern der verschiedenen Formenreihen sehr weit vorgeschritten, z. B. unter den Hirschen — Alces, Camelopardalis —. Für die Artiodactylen ist diese Verstärkung der Pr übrigens weit weniger nöthig als für die Unpaarhufer, denn ein Theil derselben genießt ohnehin gemischte Nahrung und nicht

bloß ausschließlich Gräser, der andere aber besitzt die Fähigkeit der Rumination, bei allen aber greifen überdies die einzelnen Molaren viel inniger in einander als bei den Unpaarhufern.

An und für sich wären sicher auch die Paarhufer veranlagt, ihre Pr nach dem Molarentypus zu vervollkommnen, doch besteht eben hierfür kein Bedürfnis.

11) Da die Pr und zwar von hinten her beginnend im Laufe der geologischen Entwicklung der Hufthiere immer komplicirter geworden sind, so kann man dieselben unmöglich als »reducirte Molaren« betrachten, wie dies bisher vielfach geschehen ist. Auch die Ausdrücke Heterodontie und Homodontie bedeuten nur einen vorübergehenden Zustand in der Entwicklung eines Stammes, die erstere ist das Ursprüngliche, die letztere das Endziel.

12) Die Molaren waren bei den Ahnen der Perissodactylen und Artiodactylen entschieden bunodont. Die oberen haben sich nach Cope aus einem trituberculären Zahne entwickelt, wie er noch bei Didelphis und Insectivoren sich findet, die unteren aus einem tubercular-sectorialen Typus, welcher ebenfalls noch bei Insectivoren vorkommt. Durch Streckung entstanden aus diesen primitiven Formen der obere und der untere Reißzahn der Carnivoren; durch Hinzutreten eines zweiten Innenhöckers wurde aus dem trituberculären Zahne der Oberkiefermolar, in Folge des Niedererwerdens des Hauptzacken aus dem tubercular-sectorialen Zahne der Unterkiefermolar der Hufthiere. Bei den Condylarthren und selbst noch bei vielen älteren Perissodactylen ist die Vorderhälfte der unteren M noch bedeutend höher und komplicirter als die hintere, und im Oberkiefer haben verschiedene Condylarthra noch den Trituberculartypus bewahrt. Bald jedoch gesellte sich, wie erwähnt, ein zweiter Innentuberkel hinzu, nebst einigen kleineren Hügeln, die sich dann reihenweise gruppirten bei den Ahnen der Perissodactylen — Phenacodus — und zuletzt auch zu Jochen verbanden. Bei den Ahnen der Artiodactylen entwickelte sich anscheinend eine größere Anzahl Nebenhöcker, von denen jedoch mit Ausnahme von zweien keiner größere Bedeutung erlangte. Aus diesem sechstuberkulären Oberkiefermolar der Paarhufer entstand bald der fünfhöckerige beziehungsweise fünfmondige Zahn, indem einer der sechs Höcker oder Monde bei den einen in der Vorderhälfte, bei den anderen in der Hinterhälfte des Zahnes von seinem Nachbarn aufgesogen wurde. Zuletzt erfolgte dieser Process auch bei dem fünften Höcker oder Monde.

Alle Veränderungen der Molaren begannen beim vordersten M, alle Veränderungen der Prämolaren am Pr 1, dem hintersten derselben.

13) Caninen und Incisiven waren bei den ersten Hufthieren noch carnivoren-artig gestaltet. Wir finden diese Form auch noch bei den Condylarthra und selbst bei den älteren Paar- und Unpaarhufern. Erst bei den vorgeschritteneren Perissodactylen und Artiodactylen werden diese Zähne schwächer und verschwinden zuletzt vollständig oder nehmen ganz andere Gestalt an: so gleichen die unteren Caninen der Wiederkäuer völlig den Incisiven. Am längsten erhalten sich die Caninen bei den männlichen Individuen.

14) Die Gestalt der einzelnen Zähne, namentlich der Caninen und Incisiven, ist an und für sich nichts Starres, sondern hängt ganz von dem Bedürfnisse ab. Das lehrreichste Beispiel hierfür ist die Selenodonten-Gattung Xiphodontherium, bei welchem der untere Canin völlig die Gestalt eines Incisiven, der vorderste Pr aber gar die eines C angenommen hat.

15) Als Vorläufer der Condylarthra haben wir zweifellos Fleischfresser zu betrachten und zwar solche, die den Insectivoren nahe stehen, selbstverständlich aber noch eine Anzahl Charaktere besitzen, die den heutigen Insectivoren, welche ja namentlich im Gebiss ganz außerordentliche Reduktion erlitten haben, völlig abgehen. Es müssen dieselben einen ziemlich indifferenten Bau besessen haben, insbesondere aber eine große Zahnzahl und Backzähne von ungefähr der gleichen Beschaffenheit wie die von Didelphis oder Sorex. Diese hypothetischen Formen hatten höchst wahrscheinlich mit einigen der Owen'schen Säuger aus dem Purbeck große Ähnlichkeit, z. B. Amblotherium, Achyrodon, Stylodon, besaßen aber vermuthlich noch mehr Zähne wie diese.

16) Das Gebiss hat, wie dies auch Rütimeyer gegenüber Kowalevski sehr richtig hervorhebt, sicher eben so große Bedeutung für die Phylogenie, wie die Extremitäten. Die wenigen Formen, über deren systematische Stellung bisher etwa Zweifel bestehen, in so fern ihr Gebiss sehr indifferente Merkmale zeigt, Extremitäten aber nicht bekannt sind, werden sich bei genauerem Studium und zwar einzig und allein mit Hilfe des Zahnbaues sicher eben so gut ins System einreihen lassen, wie dies bei allen übrigen fossilen Säugethieren noch der Fall war.

Erklärung der Abbildungen.

Bemerkungen.

Alle auf den folgenden Tafeln abgebildeten Knochen und Zähne stammen, so fern der Fundort nicht eigens angegeben ist, aus den Phosphoriten des Quercy (Oligocän — Untermiocän). Die Größe ist die natürliche, so fern nicht das Gegentheil bemerkt ist.

Auf allen Tafeln bedeutet:

II Metacarpale II, beziehungsweise Metatarsale II oder die Facetten für dasselbe,
III Metacarpale III, beziehungsweise Metatarsale III oder die Facetten für dasselbe,
IV Metacarpale IV, beziehungsweise Metatarsale IV oder die Facetten für dasselbe,
V Metacarpale V, beziehungsweise Metatarsale V oder die Facetten für dasselbe,
1 oder c_1 Cuneiforme I oder die Facetten für dasselbe,
2 - c_2 - II - - - - -
3 - c_3 - III - - - - -
p die aufsteigenden Processus der Metatarsalien III und IV (am Tarsus), *p* (an Hand) Pyramidale, *l* Lunatum, *s* Scaphoideum, *t* Trapezoideum, *m* Magnum, *h* Unciforme (Hamatum), *Ca* Calcaneus, *As* Astragalus, *n* Naviculare.

Tafel I.

Fig. 1. Plesiomeryx Cadurcensis Filh. Metacarpus von hinten. Idem Fig. 9 und 10.

Fig. 2. Caenotherium sp. Metacarpale V von außen } etwa $5/2$ nat. Gr. Proximales Ende.
Fig. 3. - - - V von innen } Idem Fig. 16.

Fig. 4. - commune Brav. ? Metacarpus von vorn.

Fig. 5. Plesiomeryx Cadurcensis. Hand von vorn. Die Carpalia selbst nur hypothetisch.

Fig. 6. Caenotherium sp. Metacarpale III und IV von hinten. Pathologische Verschmelzung.

Fig. 7. Caenotherium sp. Metacarpale IV von innen } $^5/_2$ nat. Gr. Proximales Ende.
Fig. 8. - - - - von außen } Idem Fig. 11.

Fig. 9. Plesiomeryx Cadurcensis Filh. Metacarpus von vorn. Idem Fig. 1 und 10.

Fig. 10. Plesiomeryx Cadurcensis Filh. Metacarpus von oben. Idem Fig. 1 und 9.

Fig. 11. Caenotherium sp. Metacarpale IV von oben. Etwa $^3/_1$ nat. Gr. Idem Fig. 7, 8.

Fig. 12. Caenotherium sp. Metacarpale II von innen. } $^5/_2$ nat. Gr. } Proximales Ende.
Fig. 13. - - - II von außen. }
Fig. 14. - - - II von oben.
Fig. 15. - - - III von außen. Idem Fig. 17, 18.
Fig. 16. - - - II von oben. Idem Fig. 2, 3.
Fig. 17. - - - III von innen. Idem Fig. 15, 18.
Fig. 18. - - - III von oben. Idem Fig. 15, 17.

Fig. 19. Caenotherium commune Brav.? Metacarpus. Proximale Facetten. Idem Fig. 4.

Fig. 20. Plesiomeryx Cadurcensis Filh. Hinterfuß von vorn. } Idem
Fig. 21. - - - Metatarsus von hinten. } Fig. 32.

Fig. 22. Caenotherium commune Brav.? Metatarsus und Naviculare von der Innenseite.

Fig. 23. Caenotherium commune Brav.? Derselbe mit Cuboideum von der Außenseite.

Fig. 24. Caenotherium commune Brav.? Derselbe von hinten mit Naviculare und Cuboideum.

Fig. 25. Caenotherium commune Brav.? Derselbe von vorn mit Tarsalien. Idem Fig. 29.

Fig. 26. Gelocus? Bachitherium? Metatarsale III und IV von hinten. Proximaler Theil. Idem Fig. 36, 47.

Fig. 27. Gelocus? Bachitherium? Metatarsale III von außen. Gehört zu Fig. 26, 36.

Fig. 28. Caenotherium commune Brav.? Calcaneus von der Innenseite. Idem Fig. 25.

Fig. 29. Caenotherium commune Brav.? Matatarsus. Proximale Facetten. Idem Fig. 22—25.

Fig. 30. Caenotherium sp. Metatarsale V. Proximaler Theil von der Innenseite. Idem Fig. 33.

Fig. 31. Caenotherium commune Brav. Naviculare und Cuboideum. Distale Fläche.

Fig. 32. Plesiomeryx Cadurcensis Filh. Metatarsus. Proximale Flächen. Idem Fig. 20, 21.

Fig. 33. Caenotherium sp. Metatarsale V von außen. Idem Fig. 30.

Fig. 34. Plesiomeryx Cadurcensis Filh. Calcaneus von innen. Idem Fig. 20.

Fig. 35. Gelocus? Bachitherium? Metatarsale IV von außen. Idem Fig. 26, 36. } Proximaler Theil.
Fig. 36. Gelocus? Bachitherium? Metatarsale IV und III von vorn. Idem Fig. 26.

Fig. 37. Xiphodontherium sp. Metatarsale III und IV von vorn. Idem Fig. 46, 50.

Fig. 38. Xipodontherium sp. Metatarsale IV von innen. } Idem Fig. 37,
Fig. 39. - - - IV von außen. } 46, 50.

Fig. 40. Caenotherium sp. Metatarsale IV von außen. Proximaler Theil, Idem Fig. 42.

Fig. 41. Caenotherium sp. Metatarsale III von außen. Proximaler Theil. Idem Fig. 44.

Fig. 42. Caenotherium sp. Metatarsale IV von innen. Proximaler Theil. Idem Fig. 40.

Fig. 43. Caenotherium sp. Metatarsale II von außen. Proximaler Theil. Idem Fig. 45.

Fig. 44. Caenotherium sp. Metatarsale III von innen. Proximaler Theil. Idem Fig. 41.

Fig. 45. Caenotherium sp. Metatarsale II von innen. Proximaler Theil. Idem Fig. 43.

Fig. 46. Xiphodontherium sp. Metatarsale III und IV. Proximale Fläche. Idem Fig. 37, 50.

Fig. 47. Gelocus? Bachitherium? Metatarsale III und IV. Proximale Fläche. Idem Fig. 26, 36.

Fig. 48. Xiphodontherium sp. Metatarsale III von innen. } Idem Fig. 37,
Fig. 49. - - - III von außen. } 46, 50.

Fig. 50. - - - III und IV von hinten. Idem Fig. 37, 46.

Caenotherium und Plesiomeryx stehen hinsichtlich des Baues ihrer Extremitäten auf einem viel niedrigeren Standpunkt als die jetzigen ebenfalls vierzehigen Suiden. Seitenzehen wohl entwickelt, alle Carpalien und Tarsalien noch frei. Die der unteren Reihe sind mit den anstoßenden Metacarpalien und Metatarsalien reihenweise angeordnet. Auf der Rückseite der Metapodien — und zwar an derem proximalen Ende — befinden sich lange Fortsätze, ähnlich wie bei den Schweinen, von sehr charakteristischer Gestalt, die mit entsprechenden Fortsätzen von Carpalien und Tarsalien zusammenstoßen und zur Befestigung dienen. Wir können diese Organisation als die ursprüngliche aller Artiodactylen betrachten und dieselbe der weiteren Entwicklung zu Grunde legen.

Xiphodontherium und der fragliche Gelocus sind schon wesentlich modernisirt. Seitenzehen bereits sehr schwach; die Processus auf Mt III und IV nicht mehr so lang. Siehe die Metacarpalien Taf. II.

Tafel II.

Fig. 1. Dichobune leporinum Cuv. Metatarsale III und IV von vorn. Idem Fig. 3 und 5.

Fig. 2. Dichobune leporinum Cuv. Metatarsale IV von außen. } Idem Fig. 1, 3, 5.

Fig. 2*a*. Dichobune leporinum Cuv. Metatarsale IV von innen. } Proximaler Theil.

Fig. 3. Dichobune leporinum Cuv. Metatarsale IV und III. Proximale Flächen. Idem Fig. 1, 5.

Fig. 4. Dichobune leporinum Cuv. Metatarsale III von außen. } Idem Fig. 1, 3, 5.

Fig. 4*a*. Dichobune leporinum Cuv. Metatarsale III von innen. } Proximaler Theil.

Fig. 5. Dichobune leporinum Cuv. Metatarsale III und IV von hinten. Idem Fig. 1, 3.

Fig. 6. Dichobune leporinum Cuv. Metacarpale III und IV von vorn. Idem Fig. 10, 21.

Fig. 7. Dichobune leporinum Cuv. Metacarpale IV von innen. } Proximaler Theil.

Fig. 7*a*. Dichobune leporinum Cuv. Metacarpale IV von außen. } Idem Fig. 6, 10, 21.

Fig. 8. Xiphodontherium. Metacarpale IV von innen. } Idem Fig. 11, 15, 22.

Fig. 8*a*. - - IV von außen. }

Fig. 9. Dichobune leporinum Cuv. Metacarpale III von innen. } Proximaler Theil.

Fig. 9*a*. Dichobune leporinum Cuv. Metacarpale III von außen. } Idem Fig. 6, 9, 21.

Fig. 10. Dichobune leporinum Cuv. Metacarpale III und IV von hinten. Idem Fig. 6, 21.

Fig. 11. Xiphodontherium. Metacarpale III und IV von hinten. Idem Fig. 15, 22.

Fig. 12. Hyaemoschus (Dorcatherium) guntianus H. v. Meyer. Obermiocän von Reisenburg bei Günzburg. Metatarsus. Proximale Flächen. Idem Fig. 16, 17, 26. 27.

Fig. 13. Lophiomeryx Chalaniati Pom.? Metatarsale III und IV von hinten. Proximaler Theil. Idem Fig. 14. Länge des ganzen Mt III 10 cm.

Fig. 14. Lophiomeryx Chalaniati Pom. Metatarsale III und IV. Proximale Flächen. Idem Fig. 13.

Fig. 15. Xiphodontherium. Metacarpale III und IV von vorn. Idem Fig. 11, 22.

Fig. 16. Hyaemoschus guntianus H. v. Meyer. Tarsus und Metatarsus von vorn. Idem Fig. 12, 17, 26, 27.

Fig. 17. Hyaemoschus guntianus H. v. Meyer. Tarsus und Metatarsus von innen. Idem Fig. 12, 16, 26, 27.

Fig. 18. Dichobune leporinum Cuv. Naviculare. Distale Fläche. Idem Fig. 20.

Fig. 19. Dichobune Campichi Pict. Calcaneus von innen.

Fig. 20. Dichobune leporinum Cuv. Naviculare von der Innenseite. Idem Fig. 18.

Fig. 21. Dichobune leporinum Cuv. Metacarpale III und IV von oben. Idem Fig. 6, 10.

Fig. 22. Xiphodontherium. Metacarpale III und IV von oben. Idem Fig. 11, 15.

Fig. 23. Xiphodontherium. Calcaneus von innen.

Fig. 24. Hyaemoschus (Dorcatherium) guntianus H. v. Meyer. Metacarpale III von vorn. Obermiocän. Günzburg. } Kopirt nach H. v. Meyer's Manuskript.

Fig. 24*a*. Idem von der Innenseite. }

Fig. 25. Xiphodontherium. Metacarpale III von innen. } Idem Fig. 11, 15,
Fig. 25*a*. - - III von außen. } 22.
Fig. 26. Hyaemoschus guntianus H. v. Meyer. Tarsus und Metatarsus von außen. } Idem Fig. 12, 16, 17.
Fig. 27. Hyaemoschus guntianus H. v. Meyer. Tarsus und Metatarsus von hinten. }

Dichobune sehr ähnlich den Caenotherien; Seitenzehen noch länger, aber schwächer. Ausgangspunkt der Ruminantier. Beim nächsten Glied — Gelocus siehe KOWALEVSKI — sind die seitlichen Metapodien schon in ihrer Mitte durchbrochen. Am Hinterfuß Mt III und IV verschmolzen, eben so Cuboideum und Scaphoideum. Das nächste Glied ist Prodremotherium, siehe Erklärung zu Tafel III und IV.

Hyaemoschus ist weiter fortgeschritten als alle Ruminantier, in so fern alle Tarsalien außer Astragalus, Calcaneus und Cuneiforme I verwachsen sind, hat dafür aber vollständige Seitenzehen.

Tafel III.

Fig. 1. Dremotherium. Metatarsus von innen. Untermiocän von St.-Gérandle-Puy. Idem Fig. 5, 8 und 10.
Fig. 2. Prodremotherium elongatum Filh. Metatarsus von außen mit Cuboscaphoid. Idem Fig. 3, 4, 6.
Fig. 3. Prodremotherium elongatum Filh. Metatarsus von innen.
Fig. 4. - - - - mit Cuboscaphoid von hinten. Idem Fig. 2, 3, 6.
Fig. 5. Dremotherium. Metatarsus von außen. Idem Fig. 1, 8, 10.
Fig. 6. Prodremotherium elongatum Filh. Metatarsus. Proximale Flächen. Idem Fig. 2, 3, 4.
Fig. 7. Amphitragulus? Dremotherium? Metatarsus. Proximale Flächen. Idem Fig. 15, 16, 24.
Fig. 8. Dremotherium. Metatarsus von hinten. Idem Fig. 1, 5, 10.
Fig. 9. Amphitragulus? Dremotherium? Metatarsus. Proximale Flächen. Idem Fig. 11, 12, 19.
Fig. 10. Dremotherium. Metatarsus. Proximale Flächen. Idem Fig. 1, 5, 8.
Fig. 11. Amphitragulus? Dremotherium? Metatarsus von hinten. Idem Fig. 9, 12, 19.
Fig. 12. Amphitragulus? Dremotherium? Metatarsus von innen. Idem Fig. 9, 11, 19.
Fig. 13. Antilope (recticornis?) Cordieri P. Gerv. Metatarsus. Proximale Flächen. Idem Fig. 14, 20, 23.
Fig. 14. Antilope (recticornis?) Cordieri P. Gerv. Metatarsus von hinten. Idem Fig. 13, 20, 23.
Fig. 15. Amphitragulus? Dremotherium? Metatarsus von innen. Idem Fig. 7, 16, 24.
Fig. 16. Amphitragulus? Dremotherium? Metatarsus von hinten. Idem Fig. 7, 15, 24.
Fig. 17. Palaeomeryx medius H. v. Meyer (= Amphitragulus Pomeli Filh.). Metatarsus von hinten. Idem Fig. 18, 21, 22.

Fig. 18. Palaeomeryx medius H. v. Meyer. Metatarsus von außen. Idem Fig. 17, 21, 22.

Fig. 19. Amphitragulus? Dremotherium? Metatarsus von außen. Idem Fig. 9, 11, 12.

Fig. 20. Antilope Cordieri P. Gerv. Metatarsus von innen. Idem Fig. 13, 14, 23.

Fig. 21. Palaeomeryx medius H. v. Meyer. Metatarsale. Proximale Flächen. Idem Fig. 17, 18, 22.

Fig. 22. Palaeomeryx medius H. v. Meyer. Metatarsus von innen. Idem Fig. 17, 18, 21.

Fig. 23. Antilope Cordieri P. Gerv. Metatarsus von außen. Idem Fig. 13, 14, 20.

Fig. 24. Amphitragulus? Dremotherium? Metatarsus von außen. Idem Fig. 7, 15, 16.

Prodremotherium stammt aus dem Eocän (? wohl eher in diesem Falle Untermiocän) von Mouillac Tarn et Garonne. Phosphorit.

Dremotherium und Amphitragulus aus dem Untermiocän von St.-Gérand-le-Puy (Allier).

Palaeomeryx medius aus Weißenau bei Mainz; ebenfalls Untermiocän.

Antilope Cordieri aus dem Obermiocän von Sansan (Dép. Gers).

Es zeigen diese Beispiele sehr gut die allmähliche Reduktion der Seitenzehen und die entsprechende Modernisirung des proximalen Theiles des Canons. Bei Prodremotherium und dem echten Dremotherium ist das Metatarsale II schon als schuppenförmiges Griffelbein am Canon angewachsen, das Mt V aber noch frei; das letztere artikulirt sogar noch am Cuboid. Das Cuneiforme II liegt ausschließlich auf dem Mt II; es atrophirt zuletzt bei den späteren Formen. Die Fortsätze auf der Rückseite der mittleren Metatarsalien sind noch sehr deutlich entwickelt. Bei den Amphitragulus sind die seitlichen Metatarsalien schon am Canon angewachsen, bei dem größeren sogar schon innig mit demselben verschmolzen. Der kleinere hat noch eine Facette für Cuneiforme II. Die Fortsätze auf der Rückseite des Canons haben sich bedeutend verkürzt — beim kleineren ist dieses Stück weggebrochen —. Der Palaeomeryx medius hat sehr lange seitliche Metatarsalien, aber innig mit dem Canon verwachsen. Bei Palaeomeryx (Prox) furcatus — Taf. IV Fig. 2 und 12 sind die Processus fast nicht mehr wahrzunehmen, der proximale Theil der Griffelbeine ist sehr innig mit dem Canon verwachsen, die Facette für Cuneiforme II hat sich noch schwach erhalten. Bei Antilope endlich fehlen die Seitenzehen gänzlich und die Processus bilden nur noch einen ganz niedrigen Vorsprung.

Die Cuboscaphoide zeigen hinsichtlich ihrer Vervollkommnung folgende Reihe: Gelocus Taf. IV Fig. 17, 18, sehr hoch, die beiden Knochen noch nicht allzu fest verwachsen. Gelocus communis, fest verwachsen. Prodremotherium (Taf. III Fig. 2, 4, Taf. IV Fig. 15), beide Knochen innig verschmolzen, aber noch sehr hoch; Spur einer Facette für Metatarsale V. — Amphitragulus — Untermiocän — hat noch ein ziemlich hohes Cuboscaphoid (Taf. IV Fig. 21, bei Palaeomeryx furcatus — Obermiocän — ist dasselbe sehr niedrig geworden, wie bei allen jüngeren Ruminantiern (Taf. IV Fig. 19).

Tafel IV.

Fig. 1. Dremotherium? Amphitragulus. Metacarpus von hinten. Idem Fig. 9. Untermiocän von St.-Gérand-le-Puy (Allier). Vorläufer von Antilopen?

Fig. 2. Palaeomeryx (Prox) furcatus Hensel. Metatarsus von hinten. Obermiocän von Steinheim. Idem Fig. 12.

Fig. 3. Palaeomeryx minor H. v. Meyer. Untermiocän, Braunkohle von Rott. Metacarpus mit distalen Resten der Seitenzehen. Kopie nach H. v. Meyer's Manuskript.

Fig. 4. Amphitragulus? Dremotherium? Metacarpus. Proximaler Theil. Untermiocän von St.-Gérand-le-Puy (Allier). Idem Fig. 14.

Fig. 5. Prodremotherium elongatum Filhol. Metacarpus von hinten. Phosphorit von Mouillac (Tarn et Garonne). Untermiocän?

Fig. 6. Prodremotherium elongatum Filhol. Metacarpus. Proximale Flächen. Idem Fig. 5.

Fig. 7. Palaeomeryx sp. Distaler Rest eines seitlichen Metacarpale. Untermiocän Weißenau.

Fig. 8. Palaeomeryx sp. Metacarpus von hinten von der gleichen Lokalität.

Fig. 9. Dremotherium? Amphitragulus. Metacarpus. Proximale Flächen. Idem Fig. 1.

Fig. 10. Palaeochoerus. Metacarpale V—III. Proximale Flächen. Phosphorite von Mouillac (Tarn et Garonne). Untermiocän? Idem Fig. 13, 16.

Fig. 11. Palaeochoerus. Metatarsalia III—V. Proximale Flächen. Von der gleichen Lokalität. Die einzelnen Knochen sollten besser an einander schließen. Idem Fig. 20.

Fig. 12. Palaeomeryx (Prox) furcatus Hensel. Metatarsus. Proximale Flächen. Idem Fig. 2.

Fig. 13. Palaeochoerus. Metacarpale III und V von vorn. Idem Fig. 10, 16.

Fig. 14. Amphitragulus? Dremotherium? Metacarpus. Proximale Fläche. Idem Fig. 4.

Fig. 15. Prodremotherium elongatum Filh. Cuboscaphoid von vorn. Idem Taf. III Fig. 2, 4.

Fig. 16. Palaeochoerus. Metacarpale III und V von hinten. Idem Fig. 10, 13.

Fig. 17. Gelocus? Bachitherium? Cuboscaphoid von vorn. } Phosphorite

Fig. 18. Gelocus? Bachitherium? Cuboscaphoid von oben. } des Quercy.

Fig. 19. Palaeomeryx furcatus Hensel. Cuboscaphoid von vorn Obermiocän, Steinheim.

Fig. 20. Palaeochoerus. Metatarsale III—V von hinten. Idem Fig. 11.

Fig. 21. Palaeomeryx. Cuboscaphoid von vorn. Untermiocän vom Eselsberg bei Ulm.

Die Veränderungen im Carpus und Metacarpus der Selenodonten lassen sich durch folgende Beispiele gut charakterisiren: Dichobune (Taf. II Fig. 6, 10) oder, da dessen Seitenmetacarpalien nicht bekannt sind, Caenotherium (Taf. I Fig. 5 etc.), das übrigens eine Nebenlinie darstellt. Untere Carpalien und Metacarpalien noch ziemlich genau in Reihen gestellt. Metacarpale III ragt weit in den Carpus herein. Es folgt Gelocus aus den Phosphoriten,

dessen mittlere Metacarpalien niemals verwachsen, dessen Seitenzehen aber unbekannt sind, dann Gelocus von Ronzon siehe Kowalevski.

Eine Seitenlinie stellt Xiphodonterium der Taf. II, dessen seitliche Metacarpalien jedenfalls sehr reducirt waren. Die Traguliden sind in Bezug auf die Vorderextremität noch primitiver als Gelocus. Die Hauptreihe geht von Gelocus nach Prodremotherium (Taf. IV Fig. 5, 6). Die ursprüngliche Trennung der mittleren Metacarpalien ist hier noch ziemlich lange sichtbar. Das proximale Ende des Metacarpale III ist noch bedeutend höher als das des vierten. Facetten für Trapezoideum und Magnum noch getrennt. Es waren wohl nicht bloß distale sondern auch proximale Reste der Seitenzehen vorhanden.

Ein sehr ähnliches Thier war das geologisch jüngere Dremotherium? von St.-Gérand-le-Puy. Untermiocän (Taf. IV Fig. 1) vielleicht Vorläufer der Antilopen. — Es folgen dann Palaeomeryx, Amphitragulus, Dremotherium (Fig. 4, 14, 8) mit echtem Canon. Häufig scheinen bei diesen untermiocänen Formen distale Reste der seitlichen Metacarpalien gewesen zu sein. Beide mittlere Metacarpalien sind nahezu gleich hoch. Facetten für Magnum und Trapezoideum unter einander verbunden.

Palaeochoerus unterscheidet sich vom Schwein dadurch, dass hier die Carpalien und Tarsalien der unteren Reihe und die entsprechenden Metacarpalien und Metatarsalien die ursprüngliche reihenweise Anordnung noch viel besser bewahrt haben.

Tafel V.

Nur Unterkiefer.

Fig. 1. Dichobune leporinum Cuv. C_1 Pr_4—Pr_3 und D_2.
Fig. 2. Dichobune leporinum Cuv. Pr_1—M_2.
} Zahnreihe bereits ziemlich vollständig geschlossen. Die Pr noch sehr einfach.

Fig. 3. Dichobune Campichi Pict.? I_3 C Pr_4—M_1. Noch Zahnlücke vorhanden.

Fig. 4. Gelocus sp. Pr_1—M_2. Pr_1 hat bereits eine Zwischenleiste. Die Monde noch sehr dick aber echt selenodont.

Fig. 5. Prodremotherium elongatum Filh. I_2 und $_3$ C Pr_3—M_2. Pr noch sehr einfach, aber die M echt Ruminantier-artig. Mouillac (T. et Gar.)

Fig. 6. Gelocus sp. Pr_1 in zweifacher Vergrößerung. Idem Fig. 4.

Fig. 7. Cryptomeryx Gaudryi Filh. sp. Pr_1 und M_1 zweifache Größe. Pr sehr einfach nach Typus von Bachitherium gebaut.

Fig. 8. Lophiomeryx Chalaniati Pom. Alveolen für I C Pr_4? D_{3-2}; gleichen den Pr und sind nur etwas länger.

Fig. 9. Lophiomeryx Chalaniati Pom. Pr_1 ganz frisch, ganz nach Typus der echten Ruminantier-Reihe, nur einfacher.

Fig. 10. Lophiomeryx Chalaniati Pom. M_1 ganz frisch, erster Innenmond wie bei Cryptomeryx verkümmert.

Fig. 11. Palaeomeryx minor H. v. Meyer
Fig. 12. - - - - -
} Untermiocän von Eggingen bei Ulm. M zeigt das Wülstchen. Pr_{1-3} echt cervidenartig.

Fig. 13. Vielleicht zu Hyopotamus Gresslyi Pict. (von Rütimeyer) M_1 und Pr_1 in zweifacher Größe.

Fig. 14. Cervus lunatus H. v. Meyer. Pr_1 } Obermiocän von Günzburg.
Fig. 15. - - - - - M_1 }

Fig. 16. Cryptomeryx Gaudryi Filh. sp. Alveolen für Pr_4—Pr_2 . Pr_1—M_3.

Fig. 17. Bachitherium (Gelocus curtus) medium Filh. Pr_3—M_1 echter Wiederkäuer. Pr mit Innenwand und Innenleisten.

Fig. 18. Bachitherium? Pr_1 hat wohl Innenwand, aber noch nicht die Innenleiste.

Fig. 19. Pantolestes brachystomus. Pr_3—M_3. Kopie des Herrn Schwager nach Cope's Tert. Vertebrata. Pl. 23 *d* fig. 17 *a*.

Fig. 20. Protomeryx. Pr_1 und M_1 zweifache Vergrößerung. Bohnerz vom Örlinger Thal bei Ulm. Oligocän. Idem Fig. 25.

Fig. 21. Amphimoeryx parvulus Filh. Pr_1 und $_2$. Zweifache Vergrößerung. Idem Fig. 26.

Fig. 22. Cryptomeryx Gaudryi Filh. sp. D_1 und $_2$. Zweifache Vergrößerung. Idem Fig. 24.

Fig. 23. Gazella brevicornis. Pliocän von Pikermi Pr_1 und M_1.

Fig. 24. Cryptomeryx Gaudryi Filh. sp. D_2—M_1. Idem Fig. 22.

Fig. 25. Protomeryx. Pr_1 und M_1. Idem Fig. 20.

Fig. 26. Amphimoeryx parvulus Filh. Alveolen für Pr_4? und Pr_3 . Pr_2—M_3. Idem Fig. 21.

Fig. 27. Haploconus lineatus. Kopie nach Cope's Tertiary Vertebr. Pl. 25*e* fig. 3 *a* und 4 *a* kombinirt.

Fig. 28. Hyracotherium siderolithicum Kow. M_3. } Calcaire de Lamandine. Oligocän, von der Seite.
Fig. 29. Hyracotherium siderolithicum Kow. Idem von oben. }

Fig. 30. Protogonia plicifera. Kopie nach Cope's Tertiary Vertebrata. Pr_1—M_2. Pl. 25 *f* fig. 3.

Fig. 31. Phenacodus primaevus. Kopie nach Cope's Tertiary Vertebrata. Pr_3—M_3. Pl. 25 *e* fig. 13 *a*.

Fig. 32. Hyracotherium venticolum. Kopie nach Cope's Tertiary Vertebrata. Pr_3—M_3. Pl. 49 *a* fig. 16.

Fig. 33. Adapis parisiensis Cuv. mit D_1. Der einfache Bau dieses Zahnes dürfte am ehesten im Stande sein, die angebliche Verwandtschaft der »Pachylemuriens« mit den bunodonten Artiodactylen oder vielmehr »Pachydermes« zu widerlegen.

Fig. 34. Dichobune Campichi Pict.? D_1—$_2$. Zum Vergleiche mit Adapis.

Fig. 35. Caenotherium elongatum Filh. Alle Zähne mit Ausnahme der I vorhanden. Daneben deren Alveolen. Pr_4 und C sind I-artig geworden. M_3—D_3.

Fig. 36. Xiphodontherium secundarium Filh. Pr_3—M_3, daneben Alveolen für C und I . Pr_3 noch isolirt, aber C-artig geworden.

Die Reihenfolge für die Entwicklung der Selenodonten beginnt hier mit Haploconus (Fig. 27), geht nach Pantolestes (Fig. 19) und Dichobune (Fig. 1, 2). Die Pr sehr einfach, die M mit noch ziemlich dicken Tuberkeln. Es folgt Gelocus (Fig. 4). Zähne schon echt selenodont, beginnende Komplikation der Pr. Hierauf Prodremotherium (Fig. 5), echter Wiederkäuer. Palaeomeryx (Fig. 11, 12) oder Cervus (Fig. 14, 15) und zuletzt Gazella (Fig. 23). Lophiomeryx und Cryptomeryx einerseits und Bachitherium und der kleine Protomeryx andererseits stellen zwei Neben-

reihen dar. In beiden Reihen sind Formen mit Innenwand an den Pr so wie solche, bei welchen die Pr Innenleisten (Koulissen) bekommen. Siehe Fig. 8—10 und Fig. 7, 16 und Fig. 17, 18 und 20, 25.

Die Perissodactylen gehen von den Phenacodontiden aus. Die Tuberkeln haben bei beiden sehr ähnliche Lage. Bei Hyracotherium (Fig. 32) haben sich dieselben inniger unter einander verbunden und zugleich beginnt die Bildung der Doppelschlinge *aa* RÜTIMEYER's. Dieselbe ist noch deutlicher beim Hyracotherium (Fig. 28, 29).

Taf. VI.

Oberkiefer, wenn nicht eigens bemerkt.

Fig. 1. Tapirulus hyracinus P. Gerv. M_2 in zweifacher Vergrößerung. Phosphorit von Mouillac.

Fig. 2. Haplomeryx Zitteli n. g. n. sp. M_3 in zweifacher Vergrößerung. Idem Fig. 20.

Fig. 3. Anoplotherium latipes P. Gerv. Pr_1 sehr einfach normal.

Fig. 4. - - - - - Pr_1 zeigt individuell die beginnende Komplikation.

Fig. 5. Tetraselenodon Kowalevskii n. g. n. sp. d. Calcaire de Lamandine (Tarn et Garonne). Oligocän. Fünfter Tuberkel fehlt. Gehört zu »Anoplothérioides« Pict. Suppl.

Fig. 6. Cryptomeryx Gaudryi Filh. sp. M_3 in zweifacher Vergrößerung. Idem Fig. 9 hat noch fünften Tuberkel.

Fig. 7. Dichobune leporinum Cuv. M_2 und M_1.

Fig. 8. - - - Pr_2 ganz einfach nur mit großem Innentuberkel.

Fig. 9. Cryptomeryx Gaudryi Filh. sp. Idem Fig. 6.

Fig. 10. Dichobune Campichi Pict. M_2 und $_3$. M_3 noch nicht gleich den übrigen M.

Fig. 11. Bachitherium medium Filh. Pr_3—M_3. Zähne echt Selenodontierartig, aber noch sehr einfach.

Fig. 12. Palaeomeryx furcatus Hensel. M_2. Obermiocän von Steinheim schon ziemlich komplicirt.

Fig. 13. Palaeomeryx furcatus Hensel. Pr_2 und $_3$. Ibidem. Sehr beträchtlich verstärkt.

Fig. 14. Prodremotherium elongatum Filh. Pr_3—M_2. Zähne schon hirschähnlicher als bei Gelocus aber noch ziemlich einfach.

Fig. 15. Amphitragulus elegans Pom. Pr_1—M_1. Untermiocän von St.-Gérand-le-Puy.

Fig. 16. Lophiomeryx Chalaniati Pom. M_3 und $_2$ sehr einfach.

Fig. 17. - - - Pr_1.

Fig. 18. - - - Pr_2 und $_3$ mit Alveole für Pr_4.

Fig. 19. Cervus lunatus H. v. Meyer. Pr_1 M_1. Obermiocän von Günzburg.

Fig. 20. Haplomeryx Zitteli n. g. n. sp. M_1—$_3$. Idem Fig. 2.

Fig. 21. Tapirulus hyracinus P. Gerv. Unterkiefer M_3 von der Seite. Idem Fig. 24.

Fig. 22. Hyaemoschus guntianus H. v. Meyer. M_2 und $_3$. Obermiocän Günzburg.

Fig. 23. Hyaemoschus guntianus H. v. Meyer. Pr_1 und $_2$. Obermiocän, Günzburg.

Fig. 24. Tapirulus hyracinus P. Gerv. Unterer M_3 von oben in doppelter Größe. Idem Fig. 21.

Fig. 25. Tapirulus hyracinus P. Gerv. Oberkiefer M_2 und $_3$. Bohnerz (Oligocän) vom Eselsberg bei Ulm.

Fig. 26. Anisonchus sectorius. Kopie nach Cope's Tertiary Vertebrata. Pl. 25 *c* fig. 5 *a*. M_3—Pr_2.

Fig. 27. Xiphodontherium secundarium Filh. M_1—Pr_2.

Fig. 28. Haploconus ectoconus. Kopie nach Cope's Tertiary Vertebrata. Pl. 25 *f* fig. 4. M_3—Pr_2.

Fig. 29. Pantolestes brachystomus. Kopie nach Cope's Tertiary Vertebrata. Pl. 23 *d* fig. 16, von Herrn Schwager deutlicher gemacht als die Originalabbildung. M_3—Pr_1.

Fig. 30. Conoryctes ditrigonus. Kopie nach Cope's Tertiary Vertebrata. M_1—D_2 zeigt die große Ähnlichkeit mit den D der Artiodactylen. Pl. 39 *d* fig. 4.

Fig. 31. Conoryctes ditrigonus. Kopie nach Cope's Tertiary Vertebrata Pl. 39 *d* fig. 2. M_2—Pr_1.

Fig. 32. Protogonia plicifera. Kopie noch Cope's Tertiary Vertebrata. Pl. 25 *f* fig. 2. M_2—Pr_1.

Fig. 33. Phenacodus puercensis. Kopie nach Cope's Tertiary Vertebrata. Pl. 25 *e* fig. 12. M_3—Pr_1.

Fig. 34. Hyracotherium venticolum. Kopie nach Cope's Tertiary Vertebrata. Pl. 49 *a* fig. 1. M_3—Pr_3.

Fig. 35. Palaeochoerus typus Pom.? M_2. Unterkiefer komplicirter als Fig. 41.

Fig. 36. Choeromorus simplex P. Gerv. M_3. Oberkiefer. Obermiocän. Dinkelscherben.

Fig. 37. Hyotherium (Palaeochoerus) Meissneri H. v. Meyer. Pr_1. Untermiocän. Eggingen bei Ulm. Komplicirter als der ältere Phosphorit Fig. 39.

Fig. 38. Hemichoerus? M_3. Oberkiefer. Suide mit noch fünf Tuberkeln.

Fig. 39. Palaeochoerus typus Pom.? Pr_1. Oberkiefer noch ohne zweiten Außenhöcker.

Fig. 40. Cebochoerus suillus Fraas. Oberer M_3. Obermiocän von Steinheim.

Fig. 41. Palaeochoerus typus Pom.? M_2. Unterkiefer.

Fig. 42. - - - M_3. Oberkiefer.

Fig. 43. - - - Pr_1. Unterkiefer, hat schon sekundäre Tuberkel.

Fig. 44. Palaeochoerus typus Pom.? Pr_2. Unterkiefer, noch sehr einfach.

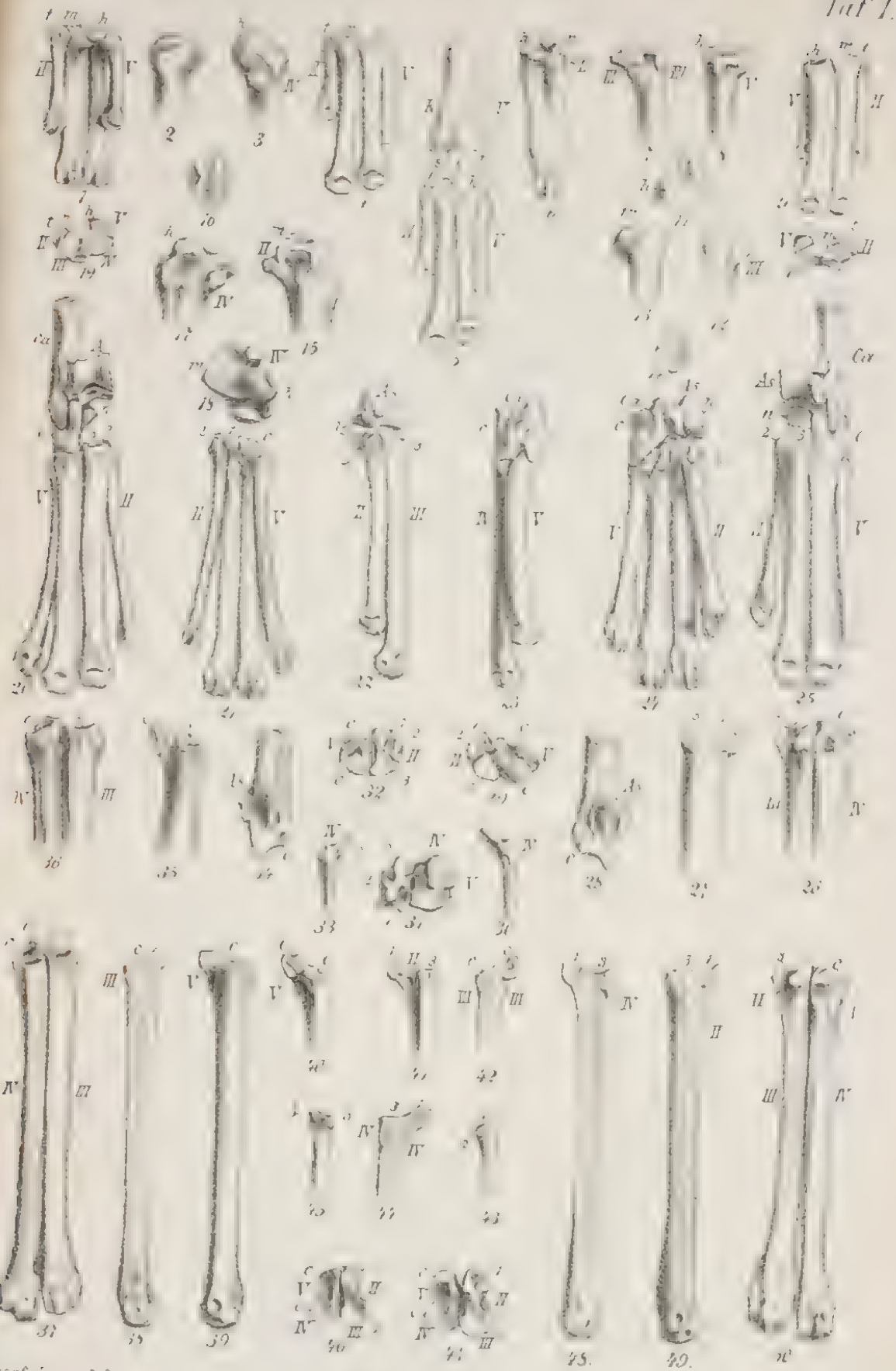
Fig. 45. Palaeochoerus typus Pom.? M_2. Oberkiefer.

Fig. 46. - - - Pr_2. - sehr einfach.

Fig. 47. Hyotherium Meissneri H. v. Meyer. Pr_2. Oberkiefer, schon verstärkt auf seiner Innenseite. Untermiocän. Ulmer Gegend.

Fig. 48. Palaeochoerus typus Pom.? M_2. Oberkiefer.

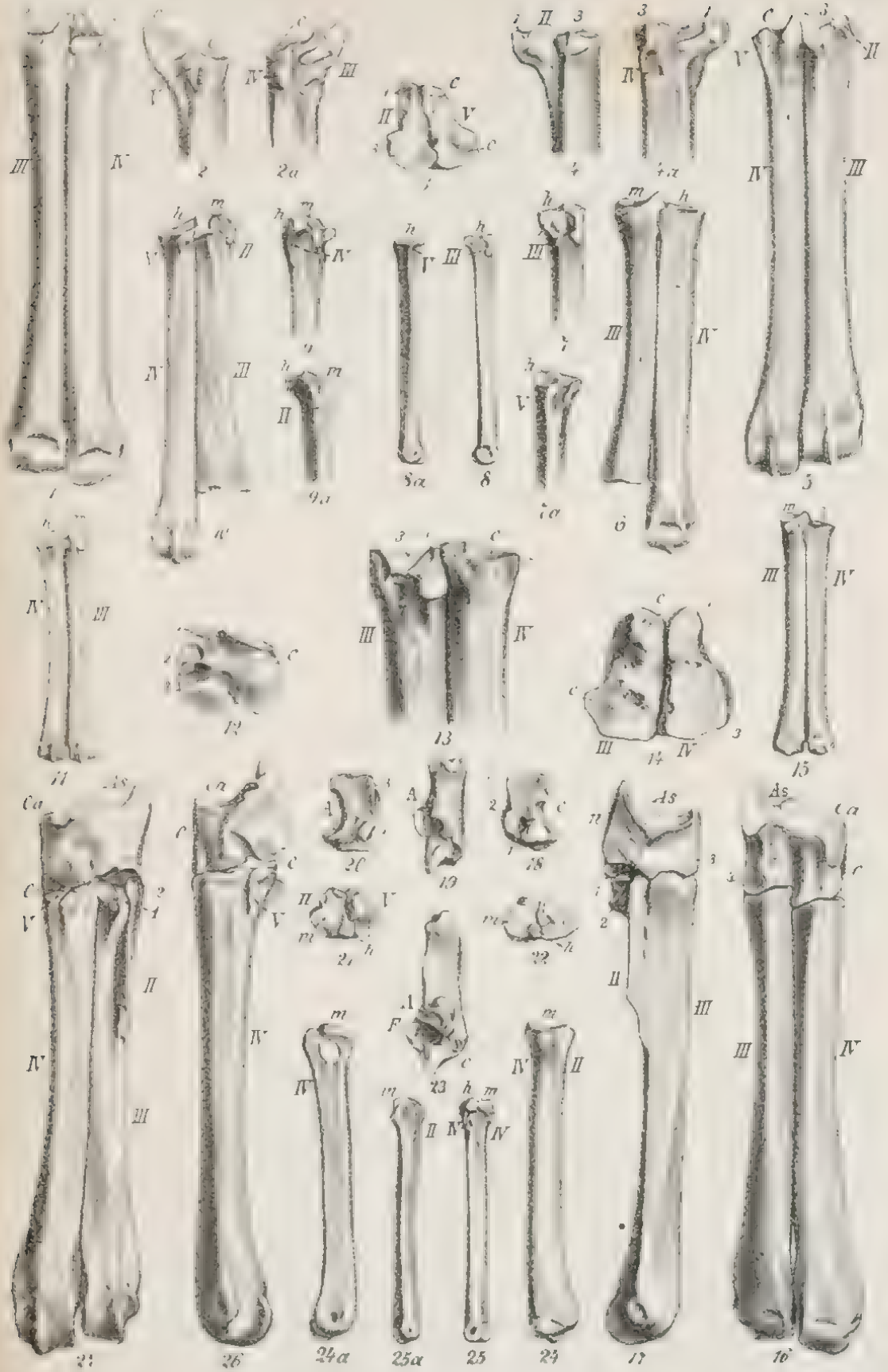
Die Reihenfolge für die Artiodactylen beginnt hier mit Periptychiden (Fig. 26 u. 28). Außentuberkel der M gar nicht unähnlich denen von Dichobune, aber nur ein großer Innentuberkel oder höchstens sekundäre vorhanden. Pr sehr ähnlich einfachen Artiodactylen-Prämolaren. Pantolestes (Fig. 29) echt artiodactyl. M_3 hier und beim folgenden Dichobune noch einfacher als die vorhergehenden. Unpaarer Innentuberkel vor dem Querthal. Dichobune (Fig. 7, 10). Unpaarer Tuberkel in der hinteren Hälfte, Zähne schon eher selenodont als bunodont. Pr (Fig. 8) sehr einfach. Es folgt Gelocus (siehe Kowalevski). Sehr ähnlich ist das Bachitherium (Fig. 11), doch hat dasselbe schon weitere Fortschritte gemacht in der Richtung gegen die Hirsche. Prodremotherium (Fig. 14). Zähne echt hirschartig, aber noch einfach; Amphitragulus (Untermiocän Fig. 15). Das Basalband verschwindet hier, dafür beginnen Basalpfeiler und Einstülpungen des Schmelzbleches gegen die Marken. Diese Veränderungen werden noch deutlicher beim obermiocänen Palaeomeryx furcatus (Fig. 12, 13) insbesondere vergrößern sich die Prämolaren. Es folgt Cervus (Fig. 19). Die Reihe des Hyaemoschus hat noch sehr einfache M und Pr. Die Seitenreihe Cryptomeryx, Lophiomeryx hat Anfangs noch einen fünften Tuberkel, eben so die des Xiphodontherium. Auch die Suiden zeigen allmähliche Verstärkung der Pr durch Hinzutreten von Tuberkeln vgl. Fig. 39 und 37 und Fig. 46, 47) und der M durch sekundäre Höcker und Schmelzfalten. Die Perissodactylen gehen von den Phenacodontiden aus (vgl. Fig. 33 u. 34,. Bei beiden haben die ursprünglichen Tuberkel die gleiche Lage zu einander, nur hat beim Hyracotherium bereits Verbindung zwischen einzelnen Tuberkeln stattgefunden. Noch primitiver als bei Phenacodus ist der Zahn bei Protogonia (Fig. 32).



Krapf, gez. u. lith.

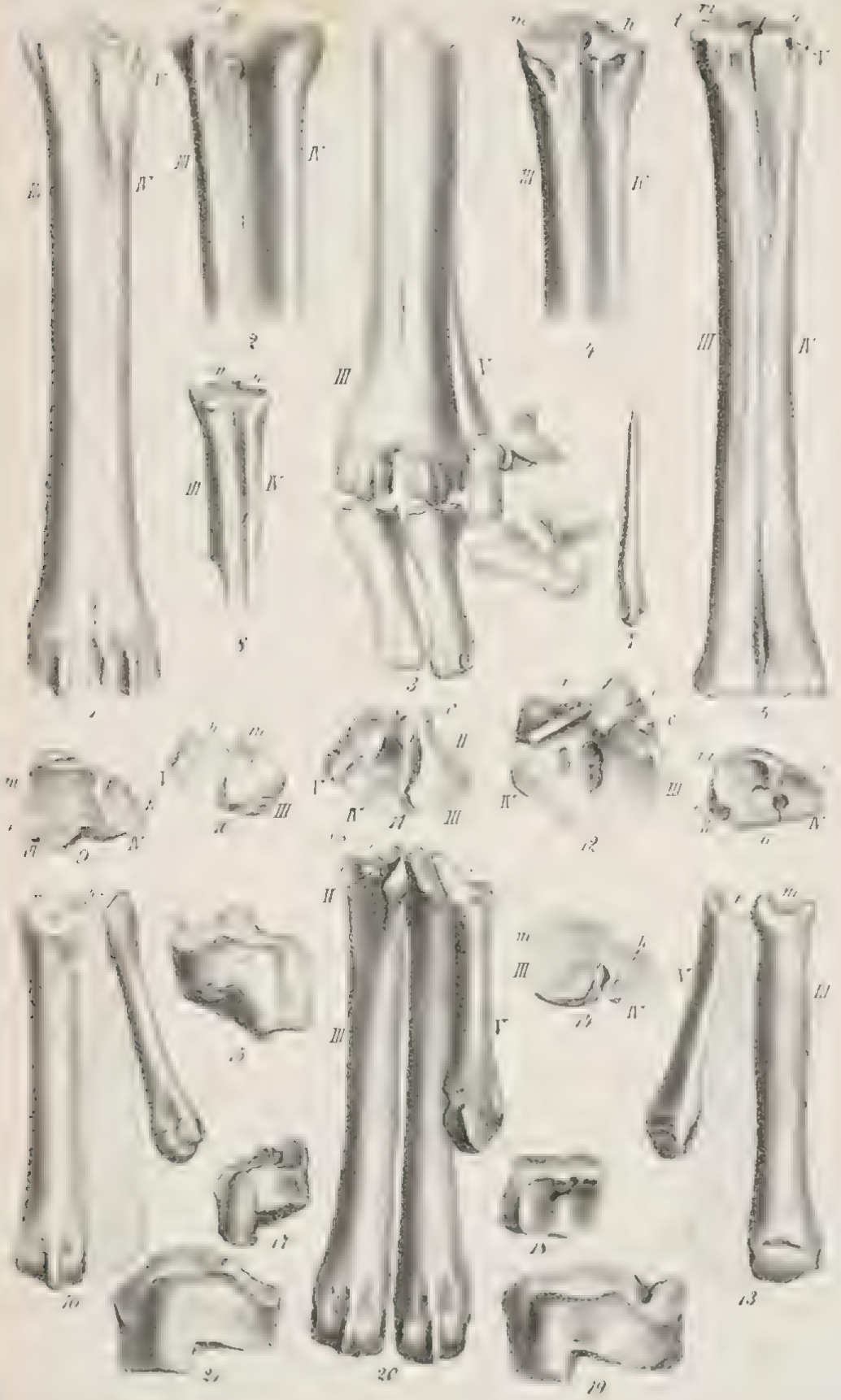
Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig.

gedr. b. B. Keller München



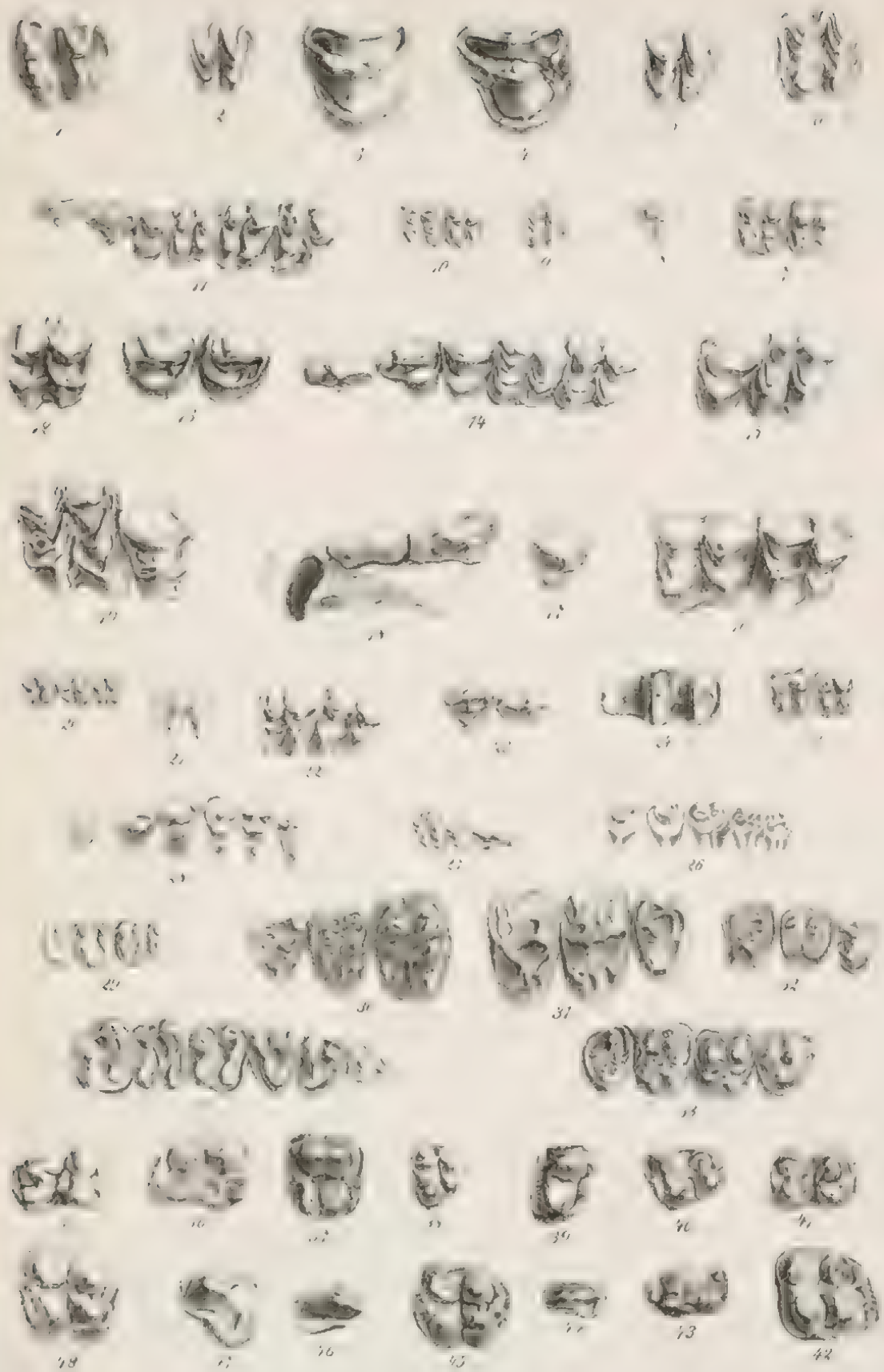
Krapf, gez. u. lith. Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig gedr. b. B. Keller München

Keller, gez. u. lith. Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig. Gedr. v. F. Keller, München



Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig gedr. b. E. Keller, München

Verlag v. Wilh. Engelmann Leipzig. Lith. d. B. Keller, München.



Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig

Eine neue Form von Süfswasser-Cölenteraten.

Von

Dr. M. Ussow.

Mit Tafel VII—VIII.

Der zuerst von Akadem. Ph. Owsjannikow[1] und etwas später von O. Grimm[2] beschriebene Parasit der Sterleteier bietet uns nur ein Stadium in der Entwicklung eines in der Wolga freilebenden Hydroid-Organismus dar.

Wenn auch Körperform, Lebensweise, Entwicklung und anatomischer Bau dieses Thieres unzweifelhaft auf seine cölenterische Natur hinweisen und es den Hydromedusen nähern, so passen doch die Gattungsmerkmale der letzteren so wenig auf unseren Organismus, dass es nicht unpassend erscheint, ihm einen neuen Namen zu geben, und ich will ihn Polypodium hydriforme nennen. Seit dem März 1884 beschäftige ich mich mit der Erforschung dieser Form und bereite eine größere Abhandlung zum Druck vor; hier sollen nur in wenigen Worten der anatomische Bau, so wie die wichtigsten Lebenserscheinungen dieses eigenthümlichen interessanten Thieres erwähnt werden.

Seiner Lebensweise und Entwicklung gemäß treffen wir Polypodium in drei Stadien an: 1) als Parasiten in den Eiern des Sterlet (Acipenser ruthenus) in Gestalt eines cylindrischen, spiralig gewun-

[1] Arbeiten der dritten russischen Naturforscherversammlung in Kiew. (Ref. in Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. XXII. pag. 292.) — Mélanges biologiques de l'Acad. des sciences de St. Pétersbourg 1871.

[2] Arbeiten der Naturforschergesellschaft in Petersburg 1873. Taf. II Materialien zur Kenntnis d. nied. Organismen 3. Dissertation).

denen und mit zahlreichen seitlichen Knospen versehenen Schlauches, 2) freilebend, vielfältig sich theilend mit 24, 12 oder 6 Tentakeln versehen, 3) wie ich voraussetzte als Geschlechtsthier. Die Umwandlung der freilebenden Form in die geschlechtliche konnte bisher (September 1885) trotz ihrer gelungenen Kultur in Aquarien nicht konstatirt werden, ich muss von ihr hypothetisch, auf beiden ersten Entwicklungsstadien fußend, sprechen.

Was die Krankheit des Sterlet-Eierstockes betrifft, so ist Folgendes zu bemerken: 1) die Zahl der inficirten Fische verhält sich zu der der gesunden wie 2 : 10, 2) die Krankheit ist abhängig vom Alter der Thiere, und zwar findet man in großen Fischen von 50—70 und mehr cm Länge öfter kranke Eierstöcke als in Fischen von 20—25 cm, 3) in Fischbarken längere Zeit gehaltene Sterlets beherbergen mehr Parasiten als frisch gefangene, 4) heller gefärbte Eierstöcke (Eier mit hellgefärbtem Dotter) unterliegen in höherem Maße der Infektion (die Dotterfarbe ist nicht so sehr vom Alter als von individuellen Eigenthümlichkeiten des Sterlets abhängig). In sehr fettreichem Dotter von gelblichrother Farbe leben die Parasiten nur kurze Zeit und kommen dann um. 5) Diejenigen Fische, welche aus weiter unten an der Wolga liegenden Ortschaften hergebracht werden, sind mehr inficirt, als die hiesigen. Am stärksten herrscht die Krankheit während 4—5 Monaten, vom August bis zum Januar und vielleicht auch etwas länger, da im Mai neben vollkommen entwickelten Larven noch junge sekundäre Knospen gefunden wurden.

Äußere Krankheitssymptome sind an den Sterlets nicht wahrnehmbar, und auch ein inficirter Rogen unterscheidet sich bei flüchtiger Betrachtung durch nichts vom normalen. Das hängt davon ab, dass unser Parasit im Inneren der Eier lebt und zu Anfang dieser Entwicklungsphase ziemlich unbeweglich verharrt. Das Bild ändert sich nach voller Reife des Eierstockes und Abschluss dieses Entwicklungsstadiums des Parasiten, beides trifft in den meisten Fällen gleichzeitig zu Ende April und Mai ein: das durch die zu dieser Zeit erwachsenen Parasiten gespannte Chorion vieler inficirter Eier platzt vorzeitig, d. h. bevor der Sterlet gelaicht hat, und der Rogen ist dann stellenweise durchzogen von einem weißlichen Schleim, bestehend aus umgekommenen und theils macerirten Polypodien, denn diese müssen zu ihrem Weitergedeihen aus dem geplatzten Chorion direkt in süßes Wasser gerathen. Inficirte Eier von 3—4 mm Durchmesser[1] unterscheiden sich Anfangs weder in der Struktur ihrer

[1] In kleineren, also jüngeren Eiern habe ich keine Parasiten gefunden.

Hüllen, noch in der Beschaffenheit des Dotters, noch auch in ihrer Beziehung zu den Blutgefäßen von gesunden Eiern. Sie weichen von letzteren ab durch um 1—2 mm größeren Durchmesser und fallen bei aufmerksamer Betrachtung auf durch ein unter den Hüllen über die ganze Oberfläche milchweiß durchschimmerndes, spiralig laufendes Band mit welligen Rändern (Fig. 2, 3). Hierdurch erinnert das ganze Gebilde, um es mit etwas zu vergleichen, an ein marmornes Osterei. Bei vorgeschrittener Entwicklung des Parasiten ändert sich die Dotterfarbe in dunkelbraun, was durch Beimischung von winzigen Körnchen, Ausscheidungsprodukten der Ectodermzellen des Parasiten, verursacht wird.

Das jüngste von mir beobachtete Stadium im Entwicklungsgange der parasitirenden Form (A) von Polypodium hydriforme bot einen cylindrischen, hohlen und blinden Schlauch dar, 15—17 mm lang und $1^1/_2$—2 mm dick, welcher auf der Oberfläche mit primären Knospen (*a*) besetzt war (Fig. 4).

Die Wände dieses Schlauches bestehen aus einschichtigem Ektoderm und einschichtigem Entoderm. Schon an den jüngsten Entwicklungsstadien bemerkt man außerdem am ganzen Körper zwischen diesen beiden Schichten, enger an die Ektodermzellen gelagert, spindelförmige in die Länge gezogene Zellen. Sie bilden ein einheitliches, im weiteren Wachsthum scharf ausgeprägtes Muskelblatt — das Mesoderm.

Gleichzeitig mit der fortschreitenden Bildung eines Muskelblattes windet sich der schnurförmige Körper, indem er sich der Länge nach abwechselnd zusammenzieht und ausdehnt, zur Spirale (3—4 Windungen). Diese umgiebt eine centrale Dottermasse, während spärliche Dotterkügelchen zur Peripherie des Eies zwischen den Windungen hindurchtreten und sich zwischen Chorion und primäre Knospen lagern. Die Spiralwindungen folgen der Längsachse des sphäroidalen Sterleteies. Die primären Knospen auf dem mund- und afterlosen wurmförmigen Körper des Parasiten haben Anfangs das Aussehen wenig ausgeprägter rundlicher Anschwellungen, die sich allmählich, indem sich ihre Basis am Körper des Trägers einschnürt, absetzen und birnförmige Gestalt annehmen. Die Achsenhöhle des Gesammtträgers setzt sich dabei fort in die geräumige Höhlung einer jeden Knospe, deren zarte Wände die Fortsetzung der drei Zellenlagen, des Ekto-, Meso- und Entoderm bilden.

Es ist anzunehmen, dass letztere im jungen Stadium frei leben und erst in die Sterleteier gelangen, lange nachdem diese sich zu entwickeln begonnen haben.

Gleich nach der Ausstülpung der Knospen erscheint auf jeder von diesen eine leichte Furche, die allmählich sich vertieft und die Theilung der primären Knospen in je zwei wieder birnförmige Körper, die sekundären Knospen (Fig. 5 *b*), bewirkt. Diese entwickeln sich in der Folge zu freilebenden Formen (Müttern). Je acht sekundäre, resp. vier primäre Knospen nehmen Theil an einer vollen Spiralwindung ($4 \times 8 = 32$), dabei neigen sie sich während der Drehung des Gesammtträgers (Stolo[1]) in einem Winkel zu einander und lagern sich alle auf einer Seite des Stolo. Die von Knospen freie Seite des Parasiten ist zum centralen Dotterkerne gewandt, während die oberen Theile aller 32 Knospen sich zum peripherischen Dotter, resp. zum Chorion richten.

Auf dem oberen Theile jeder sekundären Knospe ist ebenfalls eine leichte Furche vorhanden, die indessen nicht in die Tiefe eindringt, sondern nur andeutungsweise den Hohlraum der Knospe oben in eine rechte und linke Hälfte theilt. Durch den zu dieser Zeit sich verjüngenden Knospenstiel hindurch findet die unmittelbare Vereinigung dieses Hohlraumes mit der Achsenhöhle des Gesammtträgers statt. Bei durchfallendem Lichte erscheint letzterer, so wie die Knospen, vollständig durchsichtig, bei auffallendem Lichte, wie schon oben bemerkt wurde, milchigweiß mit einem Stich ins Bläuliche. Der Hohlraum der Knospen und des Stolo ist von einer, bei Anwendung von Reagentien gerinnenden, Flüssigkeit erfüllt. In dieser Entwicklungsphase erscheinen die Entodermzellen auf Durchschnitten deutlich kontourirt mit leicht erkennbarem großen Kerne. Ihr Protoplasma ist durchsichtig gekörnt und wird in dem der Knospenhöhle zugewandten Theile von einer großen Anzahl von Vacuolen durchsetzt, und nur stellenweise finden sich neben diesen in geringer Zahl Dotterkügelchen. In dem an den Eidotter grenzenden Ektoderm hingegen sind alle Zellen von Dotterkügelchen erfüllt. Letztere werden von den Ektodermzellen unmittelbar, ohne erst zu zerfallen, aufgenommen. In der den Knospen gegenüber liegenden dem centralen Dotterkerne zugekehrten Wand des Stolo sind die Ektodermzellen eben so durchsichtig wie die Entodermzellen und enthalten keine Dotterkügelchen.

Hieraus folgt, dass der Ernährungsprocess in dem von mir

[1] Ich werde mich dieser Bezeichnung bedienen, obgleich, wie es auch weiter unten ersichtlich sein wird, dieser Theil in morphologischer Hinsicht durchaus nicht einem Stolo sens. strict. entspricht; ich wähle den Ausdruck nur aus Bequemlichkeitsgründen.

untersuchten wurmförmigen, in Sterleteiern parasitirenden Organismus, der bei dem successiven Heranwachsen der primären und sekundären Knospen sich immer reger äußert, ausschließlich von den Knospenektodermzellen übernommen wird, wobei der von diesen energisch aufgenommene Eidotter durch die Entodermzellen hindurch in die Knospenhöhle eindringt und sich hier in Gestalt von Reserve-Nahrungsmaterial ansammelt.

Die Entwicklung der Knospen schließt mit ihrer möglichst vollkommenen Absetzung von einander und mit dem Auftreten von Tentakeln ab.

Der obere Theil der sekundären Knospe mit der erwähnten flachen Furche entspricht dem unteren, aboralen Ende der zukünftigen freilebenden Form, und die der Längsachse parallel ziehende Furche selbst deutet die Richtung der Theilungsebene an, welche in der Folge die freilebende Generation, die »Mütter«, halbirt.

Zwölf früher sich bildende Tentakeln, je sechs zu beiden Seiten der Knospe, an deren Stiel herangerückt, entwickeln sich, so wie die übrigen zwölf sekundären gleichfalls zu je sechs oben auf beiden Seiten der Längsfurche erscheinenden Tentakeln, unter Betheiligung aller drei Zellschichten der Knospe (insbesondere des Mesoderms). Sie wachsen von außen nach innen in den Knospenhohlraum hinein in Gestalt eingestülpter Handschuhfinger (Fig. 6).

Aus den 24 Tentakeln (Fig. 9 und 10) differenziren sich später acht (vier oben *I'—IV'* und je zwei an den Seiten der Knospe *I—IV*) weniger lange aber dafür stärkere, am Ende kolbenförmig angeschwollene protraktile Tentakeln, die ich Senktaster nennen will. Sie sind an ihren Enden mit zahlreichen Nesselelementen versehen, die sich in besonderen Cnidoblasten entwickeln und das Ansehen fadenförmiger, geknöpfter einfacher Gebilde ohne besondere Bewaffnung haben.

Die übrigen sechzehn Tentakeln lagern sich paarweise symmetrisch zu beiden Seiten der Knospe, sie sind dünner aber bedeutend länger als die Senktaster. Weiter unten sollen bei der Beschreibung der freilebenden Mutterform die verschiedenen Funktionen besagter Tentakeln erwähnt werden.

Bei Beginn der Laichzeit, in der ersten Hälfte des Mai, hat ein großer Theil der Knospen die Tentakeln bereits ausgestülpt (Fig. 7), aber es ist bemerkenswerth, dass selbst an Knospen ein und desselben Stolo dieser Process durchaus nicht gleichzeitig stattfindet.

Diese Verzögerung in der Entwicklung kann manchmal in sämmtlichen inficirten Eiern eines Rogens beobachtet werden; dabei werden die Parasiten schlaff und gehen augenscheinlich zu Grunde. Ihre Farbe geht dabei in eine grünliche Schattirung über, während der von ihnen umschlossene Dotter ein gelblichrothes abnormales Kolorit annimmt. Die Zeit, in welcher die Tentakeln sich ausstülpen, bildet einen Wendepunkt in der Lebensweise unseres Thieres. Aus einer trägen, parasitirenden, in dem engen Raum innerhalb der Hüllen des Sterleteies eingeschlossenen Form entsteht eine lebhafte Generation; der Stolo mit den wohlentwickelten Knospen fängt an sich zu bewegen und in Folge dessen ergiebt sich, oft noch im Inneren des Sterlet vor dem Laichen, die Möglichkeit eines Durchreißens der zu dieser Zeit sehr dünnen Eihäute und ein Freiwerden des Parasiten. Dieser Befreiung ist aber die Reibung des Sterlet während des Laichens und überhaupt der ganze Laichprocess besonders günstig.

Während zu Anfang seiner Entwicklung dem Parasiten ein selbst kurze Zeit dauerndes Verweilen in Flusswasser verderblich war, kann er sich jetzt ohne Wasser nicht weiter entwickeln.

Betrachten wir ein inficirtes Ei zur Zeit der Laichperiode, so finden wir in ihm außerhalb des Parasiten keinen Dotter mehr, statt dessen den Rest eines bräunlichen Ausscheidungsproduktes des Thieres, und sämmtlicher, von den Knospen nicht assimilirter Dotter ist in den Innenraum derselben durchgetreten, wodurch eine Veränderung ihrer Farbe ins Gelbliche entsteht.

Nach Verlauf eines weiteren vierundzwanzigstündigen Aufenthaltes im Wasser fällt der ganze Stolo in 32 Stücke aus einander, entsprechend den oben erwähnten 32 Knospen. Die Ablösung der 32 Theile des Parasiten nimmt meistentheils einen regelmäßigen Verlauf, d. h. es trennen sich Anfangs die vollen Spiralwindungen, bestehend aus je acht Knospen; diese kleinen Ketten theilen sich nun successive in die Hälfte, so dass wir vier, dann zwei Knospen entsprechende Stücke und schließlich 32 isolirte Individuen erhalten.

Bald nach dem Erscheinen der sekundären Knospen ändern diese heranwachsend ihre rundliche birnförmige Gestalt, werden eckig und nehmen die Form von zwei niedrigen mit ihren Basen an einander gestellten und auf einem cylindrischen Postamente — dem Stiele — ruhenden Trapezen an. Das vordere oder obere Trapez mit der Längsfurche (der obere Abschnitt der Knospe), welcher die 12 sekundären Tentakeln trägt, entspricht, wie ich oben bemerkte, dem aboralen Ende der zukünftigen freilebenden Form (Mutter). Das hintere

oder untere Trapez dagegen, welches auf dem cylindrischen Stiele ruht (der untere Theil der Knospe), und welcher die zwölf primären Tentakeln trägt, wird bei der freilebenden Generation zum oralen Ende. Nach Zerfall des Stolo wird der Stiel und ein Theil des Stolo selbst zu einem beweglichen Rüssel umgestaltet, mit der später an seinem Ende durchbrechenden Mundöffnung.

Beim Betrachten von Schnittserien eines schon abgelösten und mit äußeren Tentakeln ausgerüsteten Individuums bemerken wir bedeutende Änderungen in allen drei Schichten der Körperwand. Keine Dotterpartikel mehr enthaltend und durchsichtig theilen sich die Zellen des Ektoderm lebhaft parallel ihren radialen Wänden, dabei erheben sie sich an der Körperoberfläche in Falten, so, dass diese in Folge dessen runzelig erscheint. Indessen weder zu dieser Zeit noch in späterer Periode tritt uns dieses Blatt mehrschichtig entgegen, sondern immer nur gefaltet. Stellenweise buchten sich Zellen aus dem darunter liegenden Mesoderm aus und dringen in das Ektoderm ein, diese Zellen enthalten Nesselelemente. Dieses Bild tritt uns besonders deutlich in den Tentakeln und namentlich in den Enden der Senktaster entgegen. Die Mesodermzellen dienen nicht nur zum Aufbau der längsziehenden Muskelfasern, sondern liefern, wie es mir scheint, auch die Cnidoblasten, welche in die epitheliale Körperdecke eindringen. Die Muskelschicht besteht aus spindelförmigen Zellen mit sehr scharf kontourirtem Kern und legt sich eng an das Ektoderm an. Die Anschmiegung dieser Mesodermzellen an das Ektoderm ist, wie ich oben bemerkte, in den ersten Stadien, in den primären Knospen, nicht wahrnehmbar, dort liegen sie ziemlich isolirt.

Um die Zeit des Zerfalls des Stolo haben die Muskelfasern das Aussehen breiter dünner mit ihren Rändern sich berührender sehr kontraktiler, glatter Muskelbänder erhalten.

Weiter in der Tiefe stoßen wir auf das einschichtige Entoderm. Indessen bemerkt man zwischen den durch Einlagerung von Dotterpartikeln stark getrübten Entodermzellen und der Muskelschicht einen immer schärfer hervortretenden Zwischenraum. Dieser bei Anwendung von Reagentien sich verengende Spalt, der bis zur äußersten Spitze der Tentakeln sich hinzieht, ist von einer klaren Flüssigkeit erfüllt; letztere wird durchsetzt von einem feinen Geflecht anastomosirender Protoplasmaausläufer der Entodermzellen. Bei Kontraktionen des Körpers und der Tentakeln wird das Lumen dieses Spaltes kleiner, was darauf hindeutet, dass diese Ausläufer der Entodermzellen an und für sich gleichfalls kontraktil sind.

Am Anfange meiner Untersuchung war ich geneigt, obige Bildung für eine Art von Stützlamelle zu halten, bis ich mich später davon überzeugte, dass diese bei unseren Thieren nicht existirt.

Im Inneren der Entodermzellen treten uns neben ihren großen Kernen viele Dotterkügelchen entgegen, und außerdem eine Menge von dunkelbraunen Partikeln, die ich für ein Zersetzungsprodukt ersterer ansehen möchte.

Es ist schon bemerkt worden, dass alle Knospenhohlräume während des Zerfalles des Stolo von Eidotter erfüllt sind und dass dieses durch das Ektoderm in die Knospe einwandert, denn Öffnungen giebt es weder in der Wand der Knospen noch des Stolo, und einen weiteren Beweis für eine derartige Einwanderung der Dotterkügelchen liefert noch der Umstand, dass in Eiern mit entwickelten und mit ausgestülpten Tentakeln versehenen Polypodien außerhalb dieser kein Dotter mehr anzutreffen ist. Folglich findet die Ernährung der nach dem Zerfall des Stolo individualisirten Knospen auf Kosten des in ihrem Hohlraume enthaltenen Dotters statt, und dieser Hohlraum kann nun, zumal nach Durchbruch der Mundöffnung als Gastralhöhle bezeichnet werden; seine Anfangs breiten dann konisch sich verengenden Ausläufer durchsetzen die Tentakeln bis an ihre Enden.

Und so haben wir, Obiges resumirend, in Polypodium hydriforme einen wurmförmigen Körper (*A*), an welchem sich Anfangs primäre Knospen (*a*), dann aus diesen sekundäre (*b*) bilden und der nach fünf bis sechs Monaten parasitischen Lebens in 32, in der Wolga freilebende, 2 mm lange und $4^1/_2$ mm breite, mit 12 seitlichen und 12 unteren Fühlern versehene, hydrenähnliche — daher der Name Polypodium hydriforme — Organismen zerfällt. Die Körperwand besteht aus Ektoderm und Muskelschicht, während das Entoderm die Wände der paarigen Hohlräume bildet, welche in die Tentakeln sich erstrecken und mit dem äußeren Medium durch die mitten auf dem oberen Theile des beweglichen, ausstülpbaren Rüssels befindliche Mundöffnung kommuniciren.

Da die Entwicklung des Polypodium mit der eben charakterisirten Form nicht abschließt, so kann man diese mit Rücksicht auf ihre Beziehungen zu den folgenden, gleichfalls freilebenden Generationen mit »Mutterform« (*B*) bezeichnen. Die Art der Vermehrung bleibt auch jetzt — und wie es scheint noch auf lange — ungeschlechtlich, und wo sie sich in die geschlechtliche verwandelt werden wohl spätere Forschungen zeigen, da es mir, wie ich schon

bemerkte, nicht gelungen ist eine geschlechtsreife Form aufzufinden.

Unter normalen Verhältnissen giebt die mit 24 Tentakeln versehene Mutterform (*B*, Fig. 9 und 10) bei regelmäßiger Theilung, d. h. Halbirung, zwei Töchter (*B*¹ Fig. 11, 12, 13) mit je 12 Tentakeln. Diese beiden theilen sich weiter und geben jede zwei verschiedenen Enkelformen (*B*² und *B*²*b* Fig. 14 und 15) den Ursprung, deren jede sechs Tentakeln trägt, die in beiden Formen der letzten Generation verschiedene Länge erreichen [1].

Dieses ist der gewöhnliche Gang der Vermehrung, indessen bleibt sie, wie mir spätere Beobachtungen gezeigt haben, in der Enkelform nicht stehen: aber nicht nur beide Enkelformen, sondern auch die Tochtergenerationen stellen die Mutterform resp. Großmutterform (*B*) wieder her, indem sie schnell (in 2—3 Tagen) heranwachsen und die fehlende Anzahl der regelmäßig angeordneten Tentakeln neu bilden (Fig. 16 und 17). Auch das ist offenbar noch nicht genug, um die zahlreiche Nachkommenschaft der Ursprungsform (*B*) zu erzeugen, denn ich habe bei der Kultur der freilebenden Thiere unzweifelhafte Facta gesammelt, welche beweisen, dass die durch die eben erwähnte Neubildung von Tentakeln entstandene zweite Form mit 24 Tentakeln (ich will sie mit αB bezeichnen) von Neuem sich theilt, eine zweite Tochtergeneration (αB^1) und eine zweite Enkelgeneration (αB^2 und $\alpha B^2 b$) giebt. Eigenthümlich dabei ist, dass die letzte Generation wieder aus zwei Formen besteht, deren eine kleiner ist und kürzere Tentakeln hat als die andere.

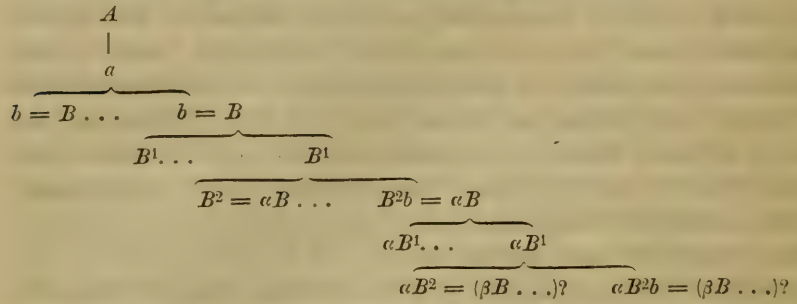
Da jede der 32 Knospen (*b*) des gemeinsamen Stolo (*A*) sich als freilebende Form *B* weiter theilt, so erhalten wir als Endresultat dieser Theilung von jedem Stolo etwa 500 Urenkelformen (αB^2 und $\alpha B^2 b$).

Im Vergleich zum langsamen Entwicklungsprocess der sekundären Knospen *b* erfolgt die Vermehrung durch Theilung der freien Generation sehr schnell. Die Formen *B* und *B*¹ erscheinen am zweiten bis dritten Tage, worauf nach einer kleinen Verzögerung die Form αB am fünften bis sechsten Tage erscheint. Die letzte Generation, die ich erhielt (αB^2 und $\alpha \beta^2 b$), erschien am 10. oder 12. Tage. Diese Form blieb beständig während 18—20 Tagen, es ist

[1] Es sei hier bemerkt, dass das beste Mittel für die Fixirung der auf den leisesten Reiz reagirenden Tentakeln die in letzter Zeit von Prof. Richard Zoolog. Anzeiger Nr. 196) empfohlene Cocaïnlösung ist. Man erhält vermittels ihrer sehr naturgetreue Präparate.

aber nicht unmöglich, dass sie unter günstigeren Verhältnissen[1] nochmals die Mutterform wiederholt, also eine dritte Muttergeneration (βB) gegeben hätte; indessen ist das bloß eine durch keine Thatsachen bewiesene Voraussetzung. Wie dem auch sei, so scheint es mir, dass die von mir gesammelten Facta darauf hinweisen, dass in der sechs Tentakeln tragenden Enkelform das zukünftige Geschlechtsthier zu suchen sei, und dass alle anderen beschriebenen Generationen Nähr- und Ammenformen genannt werden können[2].

Schema zur Darstellung der successiven Vermehrung der verschiedenen Generationen von Polypodium hydriforme:



Die Fähigkeit, verloren gegangene Körpertheile wieder zu ersetzen, ist bei unserem Thiere in hohem Grade entwickelt, am deutlichsten kann man das in der Region der Tentakeln beobachten. Diese können z. B. in der Form B sämmtlich durch neue ersetzt werden, die in gleicher Anzahl, gleicher Struktur und an denselben Orten wie die alten hervorsprossen. So sterben z. B. die Tentakeln eines in stehendem, schon etwas verdorbenem Wasser befindlichen Polypodium ab und werden bis zu ihren Wurzeln macerirt. Es genügt ein so verstümmeltes Thier (auf die Generation kommt es nicht an) in frisches fließendes Wasser zu bringen, um zu sehen, wie

[1] Ungeachtet des durch einen Strom beständig gewechselten Wassers in meinen Aquarien gelang es alle beschriebenen Formen nicht länger als drei Wochen lebend zu erhalten. Die Ernährung fand augenscheinlich durch Sporen und Infusorien auf normale Weise statt, aber trotzdem fehlte es an gewissen Bedingungen, die ich bis jetzt nicht enträthseln konnte.

[2] Wenn meine Voraussetzung sich als richtig erweisen sollte, so kann der ganze Entwicklungscyclus von Polypodium hydriforme graphisch folgendermaßen kurz ausgedrückt werden:

$$A — b — xB — C \text{ (d. h. } B^2,\ B^2b,\ \alpha B^2,\ \alpha B^2b) — D — A.$$

Aus der hypothetischen Geschlechtsform (C) nimmt die Larve (D) ihren Ursprung, dringt in das Ei des Sterlets ein und verwandelt sich dort in die parasitirende Form A.

schon nach einigen Stunden an den Stellen der alten Tentakeln kleine Höcker sich bilden, welche in drei bis vier Tagen zu Tentakeln von fast normaler Länge (fünf- bis sechsmal länger als die Körperlängsachse) heranwachsen. Während dieses Wiederherstellungsprocesses neuer Tentakeln fährt der Körper fort sich zu theilen, so theilte sich beispielsweise eine Mutter B und sogar αB nach hufeisenförmiger Einschnürung in die Tochterformen B^1 und αB^1 mit 12 Tentakeln.

Ich gehe jetzt zu der Beschreibung der äußeren Form und Körperbeschaffenheit der Mutter-, Tochter- und Enkelgeneration über.

Oben zeigte ich, dass parallel mit der allmählichen Entwicklung der parasitirenden Generation der birnförmige Körper der sekundären Knospen b durch Abplattung in der Querachse Trapezform annimmt, mit einer Furche am oberen und einem Stiel am unteren Ende.

Mit dem Zerfalle des Stolo erhalten die freigewordenen Knospen durch tiefere Einsenkung der queren Furche die Gestalt eines Hufeisens, dessen beide Arme in kubische Erweiterungen auslaufen. Mit einem kleinen Stückchen des Stolo und Anfangs gemeinsamem Stiele versehen, erhalten die paarweise sich ablösenden Knospen nach definitiver Isolirung einen konischen Rüssel mit querem Mundspalt. Auf beiden Seiten des Hufeisens entspringen je 12 Tentakeln; je drei Paare an den Schultern und je drei Paare an den freien Enden zu beiden Seiten der Furche $\left(\frac{6+6}{6+6}=24\right)$. Die Tentakeln in jeder dieser vier Körperregionen können eingetheilt werden in ein Paar Senktaster und zwei Paare Strahltentakeln. Ich gebrauche letzteren Ausdruck der Kürze wegen; sie entspringen mit gemeinsamer Basis und gehen in radialen Strahlen aus einander und sind dünner, länger und viel weniger empfindlich als die Senktaster, die an den Enden Nesselbatterien tragen.

Nach der Theilung der Mutterform erhält jede Tochter die Hälfte der Tentakeln $\left(\frac{4+2}{4+2}=12\right)$. Dessgleichen fallen auf die Enkelformen nach der Theilung der Töchter je sechs Tentakeln $\left(\frac{2+1}{2+1}=6\right)$, zwei Paar Strahltentakeln und ein Paar Senktaster. Also erhalten wir aus jeder Seite der hufeisenförmigen Generation B eine Form B^1 und diese zerfällt ihrerseits in zwei B^2. Der Rüssel mit der Mundspalte nimmt an allen diesen Halbirungen Theil, wobei die Mund-

spalte durch Längsscheidewände (Wände des Rüssels selbst) halbirt wird.

Die Strahltentakeln dienen unserem Thiere hauptsächlich zur Fortbewegung und zum Greifen, während die Senktaster vielmehr als Angriffs- und Vertheidigungswaffen angesehen werden können. Sämmtlich stützen sie den Körper im Ruhezustande auf dem Boden des Gefäßes so, dass es den Eindruck macht, als stehe der Rumpf auf Stelzen, dabei befindet sich der Rüssel mit der Mundöffnung ziemlich hoch (5—6 mm) vom Boden entfernt (vgl. Fig. 13). Von Zeit zu Zeit biegt sich der eine oder der andere der Tentakeln, indem er sein Ende zur Mundöffnung führt, wobei die Lippen durch sehr zweckentsprechende Bewegungen den Schleim und mit diesem Sporen und andere durch die Nesselelemente betäubte Mikroorganismen (Infusorien und manchmal sogar Räderthiere) abstreifen. Überhaupt ist in den Formen B und B^1 die Koordination der Bewegungen auf den einander gegenüber liegenden Seiten des Körpers gut ausgeprägt und verliert das Gleichgewicht (dadurch gleichsam das Auseinanderreißen der Körperhälften begünstigend), namentlich bei äußerem Reize, nur während des Theilungsprocesses in zwei neue Individuen.

Ohne mich hier auf eine detaillirte Beschreibung des histologischen Baues der freilebenden Generationen einzulassen, möchte ich einstweilen nur Folgendes kurz bemerken:

1) Das Ektoderm erscheint auf den Seiten und unten am Körper noch stärker gefaltet, zwischen den Ektodermelementen werden etwas in die Länge gezogene Zellen wahrgenommen, die in ein über die Oberfläche des Ektoderms hervorragendes durchsichtiges Haarstäbchen auslaufen. Allem Anscheine nach haben wir es hier mit Sinneszellen zu thun, sie werden am zahlreichsten an der unteren Furche angetroffen.

Zu beiden Seiten der Mundöffnung werden im Rüssel an dessen Übergangsstelle in den Rumpf zwei rundliche Zellhaufen bemerkt, welche aus größeren Elementen, als die Ektodermzellen sind, bestehen. Ihr Bau, glaube ich, berechtigt uns sie als Ganglien zu deuten. Ob auch Nerven vorhanden sind, die etwa einen Schlundring bilden, ist mir zur Zeit noch unbekannt. Nach zwei- bis dreitägigem freien Leben und vollständiger Assimilirung der inneren Dottermasse nimmt der Körper der Polypodien eine leicht grünliche Färbung an, die von Pigmentkörnchen herrührt, welche im Protoplasma der Ektodermzellen suspendirt sind.

2) Das Entoderm bildet gleichfalls eine Anschwellung am aboralen Körperende, an den Seiten der Querfurche (namentlich bei der Mutterform *B*). Dessgleichen findet sich im Gebiete des Rüssels eine kleine ringförmige Falte, welche frei in den inneren Raum hineinragt und gleichsam ein primitives trichterförmiges Magenrohr darstellt. Bei Bildung der Mundöffnung geht das Entoderm direkt in das Ektoderm über. Nach dem Eintritt in die Tentakeln und in ihrem ferneren Verlaufe in denselben fließen die Entodermzellen stellenweise zusammen; in Folge dessen wird das Lumen sehr undeutlich. Eine gleiche innige Vereinigung der Entodermelemente findet man auch in den großen Innenräumen (zwei paarigen lateralen Gastraltaschen) der Generationen *B* und *B*¹.

3) Das Mesoderm, zwischen Ektoderm und Entoderm in Gestalt einer auf Querschnitten kaum wahrnehmbaren Muskelfaserschicht sich hinziehend, ist am mächtigsten im Rüssel und an den Anheftungspunkten der Tentakeln. An der queren Furche des aboralen Körperendes dagegen erscheint die Muskelfaserschicht rudimentär. Diese Verhältnisse werden durch die veränderte Lebensweise unseres Thieres bedingt, welches nun, wie schon bemerkt, auf den Tentakeln sitzt und sich mit ihrer Hilfe fortbewegt.

Was die kontraktilen Fortsätze der Entodermzellen betrifft, die senkrecht zu den Körperschichten netzartig den Spalt zwischen Ento- und Mesoderm durchziehen, so bietet uns das freilebende Polypodium ungefähr dasselbe Bild dar, wie die Knospe des Parasiten.

Nachtrag.

Bei meiner Rückkehr nach Kasan erhielt ich am 5. September fünf Sterlets, sämmtlich Rogner, und fand in dreien von ihnen Folgendes:

1) Einen für diese Jahreszeit ungewöhnlich entwickelten Zustand sekundärer Knospen (*b*). Dabei befanden sich viele von diesen in der Phase, wo die Tentakeln ausgestülpt werden. Zwei Eier enthielten Stolonen mit vollständig entwickelten Knospen. Nach Übertragung in fließendes Wasser kam der eine Stolo an demselben Tage um, während der andere sich ganz normal in Individuen der Generation *B* theilte, welche eine ganze Woche im Aquarium lebten. Was die Ursache war, dass diese Exemplare zur Zeit der Laichperiode des Sterlets im vorigen Mai in ihrer Entwicklung zurückgeblieben waren, ist eine schwer zu entscheidende Frage, und es ist jeden-

falls anzunehmen, dass diese Knospen hätten umkommen müssen, da sich ihnen erst im kommenden Mai wieder die Gelegenheit geboten hätte, beim Laichen des Sterlets das Ei zu verlassen und ins Freie zu gelangen.

2) Unter den inficirten Eiern fand ich am 6. September zwei kleinere Exemplare, deren jedes eine noch nicht zum Stolo entwickelte Larve von Polypodium enthielt. Diese unterscheiden sich durch kleinere Dimensionen (0,7 mm) und haben das Ansehen und den Bau einer Planula, indessen fehlt ihnen die Bewimperung (diese kann auch nach dem Eintritt in das Sterletei verloren worden sein). Solch ein Embryo hat eine große Centralhöhle, die, wie ich voraussetzte, durch Delamination entstanden ist.

Das einschichtige Ektoderm hat denselben Charakter wie bei dem Stolo, der eben Knospen ansetzt. Die spindelförmigen Elemente des Muskelblattes sind noch nicht wahrnehmbar. Das einschichtige Entoderm unterscheidet sich eben so wenig von dem des späteren Stadium des Stolo und hat die Gestalt eines Blindsackes, dessen Wände das Ektoderm sonst nicht berühren, nur an einem Pole mit diesem verwachsen sind.

Dass diese Form in den Entwicklungscyklus des Polypodium gehört, zeigt einerseits der Charakter der Zellen, aus denen sie besteht, andererseits ihr Fundort im Ei des Sterlets von Dotter umgeben. Zum definitiven Beweise aber wäre es wünschenswerth, frühere freilebende Entwicklungsphasen dieser Larve zu beobachten, und ihre Formveränderung in den langen Sack (Stolo), der die primären und sekundären Knospen bildet, zu verfolgen.

Es scheint mir, dass aus allem Obigen der cölenterische Charakter unseres Thieres genügend klar hervortritt und seine Zugehörigkeit zu den Hydroiden. Der ganze lange Entwicklungsgang des Polypodium kann meiner Meinung nach leicht erklärt werden durch den Parasitismus der Larve (D), die, ähnlich wie das bei Cunoctantha der Fall ist, in den Stolo A heranwächst, der nach Bildung der Knospen a und b in freilebende Individuen der Generation B sich theilt. Die weitere Theilung und Entstehung der Generationen B^1, B^2 und erst recht die sekundären (αB, αB^1 und αB^2) und tertiären (βB, βB^1, βB^2) Generationen dürfte schwerer zu erklären sein,

um so mehr, als wir ihre Verwandlung in das Geschlechtsthier C nicht kennen.

Der Gesammtcharakter der Ekto- und Entodermzellen erinnert zumeist an Hydra, die Sonderung des Muskelblattes vom Ektoderm hat es mit Myriothela gemein.

Wenn wir uns im Geiste den unteren Theil des Körpers (den primitiven Fuß) der Generation *B* etwas mehr in die Länge gezogen vorstellen, so erhalten wir gleichsam zwei Tentakelkränze, die neben und zu Seiten der Mundöffnung liegen. Letztere, an der Rüsselspitze gelegen, führt in den primitiven Magen, dessen Wände, wie bemerkt wurde, durch die Ringfalte des Ektoderms gebildet werden.

Der Gastrovascularraum setzt sich, seitlich in zwei symmetrische Taschen erweitert, in die hohlen Tentakeln fort. In diesen finden sich keine Knorpelzellen, sondern Entodermelemente, die oft mit einander verschmelzen und gleichsam einen Übergang zu Knorpelelementen bilden.

Mit einem Worte, in unserem Polypodium haben wir einen Hydroidorganismus, dessen bewegliches »Trophosom« (*B*) nach mehreren, nach Gestalt und Anzahl der Tentakeln verschiedenen ungeschlechtlichen Generationen sich — wie anzunehmen ist — in das Geschlechtsthier verwandelt, dessen Planula in das Ei des Sterlets eindringt und dort parasitirend sich allmählich in den Stolo (*A*) mit allen dessen primären und sekundären Knospen entwickelt. Also muss hier eine komplicirte Metagenesis angenommen werden, wobei die Formen *B*, B^1, B^2 etc. bis zum Geschlechtsthiere die Rolle von Nähr- und Ammengenerationen eines mir noch unbekannten Zellkomplexes (ento- und ektodermalen Ursprunges) spielen, welcher bei der letzten Form (*C*) zur Bildungsstätte der Geschlechtsorgane wird.

Mir würde es nicht einmal überraschend erscheinen, wenn das kolbenförmige Polypoid der mit sechs Tentakeln versehenen Enkelgeneration (B^2, Fig. 15) sich in eine medusoide Geschlechtsform verwandeln würde, und zwar durch Auswachsen des unteren Theiles des Bodens des kolbenförmigen Körpers durch eine Ringfalte in eine kleine Glocke mit vier Randfäden und zwei lateralen Tentakeln, wobei die Gastralhöhle sich schärfer in einen Ring- und vier Radialkanäle sondern würde.

Kasan, 29. September 1885.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VIII.

Die Vergrößerungsangaben bei den einzelnen Zeichnungen sind annähernd nicht absolut richtig, weil vorliegende Tafel auf photographischem Wege, von größeren Original-Tafeln, die in Aquarell ausgeführt sind, abgenommen wurden.

Sämmtliche Zeichnungen sind nach lebenden Exemplaren entworfen.

Fig. 1. Die Spitze des rechten Eierstockes von Acipenser ruthenus mit inficirten Eiern. 1 : 2.

Fig. 2. Ein inficirtes Ei mit spiralig gewundenem Parasiten im Inneren (Stolo mit Knospen). 5 : 1.

Fig. 3. Ein ähnliches Ei von einem der Pole aus betrachtet. 5 : 1.

Fig. 4. Stolo mit 16 primären Knospen. 4 : 1.

Fig. 5. Stolo mit sekundären Knospen 3 : 1. Die dunkelen Flecke auf der freien Seite der Knospen bezeichnen die Stellen, wo sich die eingestülpten Tentakeln bilden.

Fig. 6. Eine Gruppe stärker vergrößerter Knospen in Verbindung mit dem Stolo. 5 : 1. Man sieht die eingestülpten Tentakeln durchscheinen. Ihre Anordnung an den Seiten der Knospen ist aus der zweiten Knospe links ersichtlich.

Fig. 7. Stolo, 32 entwickelte und mit ausgestülpten Tentakeln versehene Knospen tragend, während der Laichzeit dem Ei des Sterlet entnommen. 3 : 1.

Fig. 8. Zwei stärker vergrößerte sekundäre Knospen zur Zeit des Zerfalles des Stolo und Bildung der Mundöffnung. Einige der lateralen und basalen Tentakeln sind eingezogen. 15 : 1.

Fig. 9. Mit 24 Tentakeln versehene Muttergeneration (*B*, von Polypodium hydriforme. Zwölf Tentakeln (4 + 2 + 4+ 2) entspringen an den Seiten und zwölf (4 + 2 + 4 + 2) unten. Die Zeichnung ist während des Ruhezustandes des Thieres von oben, von der oralen Seite aufgenommen. 9 : 1.

Fig. 10. Muttergeneration *B* von der Seite. Das Thier wurde gezeichnet während es durch Druck auf das Deckglas gereitzt wurde. Die acht oberen und acht unteren Strahltentakeln sind nach oben gebogen und verdecken den Rüssel mit der Mundöffnung, während die vier oberen (lateralen) langen und die vier unteren kurzen keulenförmigen Senktaster nach unten ragen. Das Entoderm der centralen und der beiden

seitlichen Gastralhöhlen ist durch das durchsichtige Ektoderm hindurch wahrnehmbar; dessgleichen die Achsenhöhlungen in den Tentakeln (vgl. Fig. 8, 13, 14, 15 und 17). 8 : 1.

Fig. 11. Eine der parigen Tochterformen (B^1), die durch Halbirung der auf Fig. 9 und 10 abgebildeten Mutter entstanden sind. Ruhezustand von der oralen Seite. Acht Strahltentakeln und vier Senktaster, deren zwei länger als die anderen beiden sind. 10 : 1.

Fig. 12. Dieselbe Form von der Seite, die Ansatzstellen der Tentakeln mit den Fortsetzungen der Gastralräume erkennen lassend. Der Rüssel mit der Mundöffnung liegt unten, oben die vier Senktaster, seitlich die acht Strahltentakeln. 10 : 1.

Fig. 13. Dieselbe Form en face — während der Ruhe auf allen 12 Tentakeln stehend. Der Körper ist emporgehoben und der Rüssel nach oben gerichtet. 10 : 1.

Fig. 14. Erste Form (B^2) der Enkelgeneration mit vier langen Strahltentakeln und zwei Senktastern. (Diese Form ist aus der unteren Hälfte der auf Fig. 11 abgebildeten Tochter B' hervorgegangen. 12 : 1.

Fig. 15. Zweite Form (B^2b) der Enkelgeneration, aus der oberen Hälfte der auf Fig. 11 abgebildeten Tochterform B^1 hervorgegangen, mit kürzeren Tentakeln als die Form B^2 auf Fig. 14 versehen. Während des Zeichnens hatten sich die vier nach oben ragenden Strahltentakeln etwas eingezogen[1].

Fig. 16. Zweite Muttergeneration (aB) mit abgefallenen Tentakeln, deren Ursprungsstellen durch laterale und basale Höcker sich neu bildender Tentakeln bezeichnet werden. 10 : 1.

Fig. 17. Dasselbe Exemplar nach 36 Stunden nochmals gezeichnet, mit 12 neugebildeten Tentakeln an der aboralen Seite und 12 inzwischen größer gewordenen Höckern, die in der Folge in laterale Strahltentakeln und Senktaster auswachsen werden. 18 : 1.

Diese Figur, wie die vorhergehende, en face dargestellt.

---

[1] Solche Exemplare sind von Owsjannikow und Grimm beobachtet und mit anormal ausgestreckten, bereits einigermaßen macerirten Tentakeln abgebildet worden.

Über das Verhältnis von Skelet und Weichtheilen bei den Madreporen.

Von

G. von Koch.

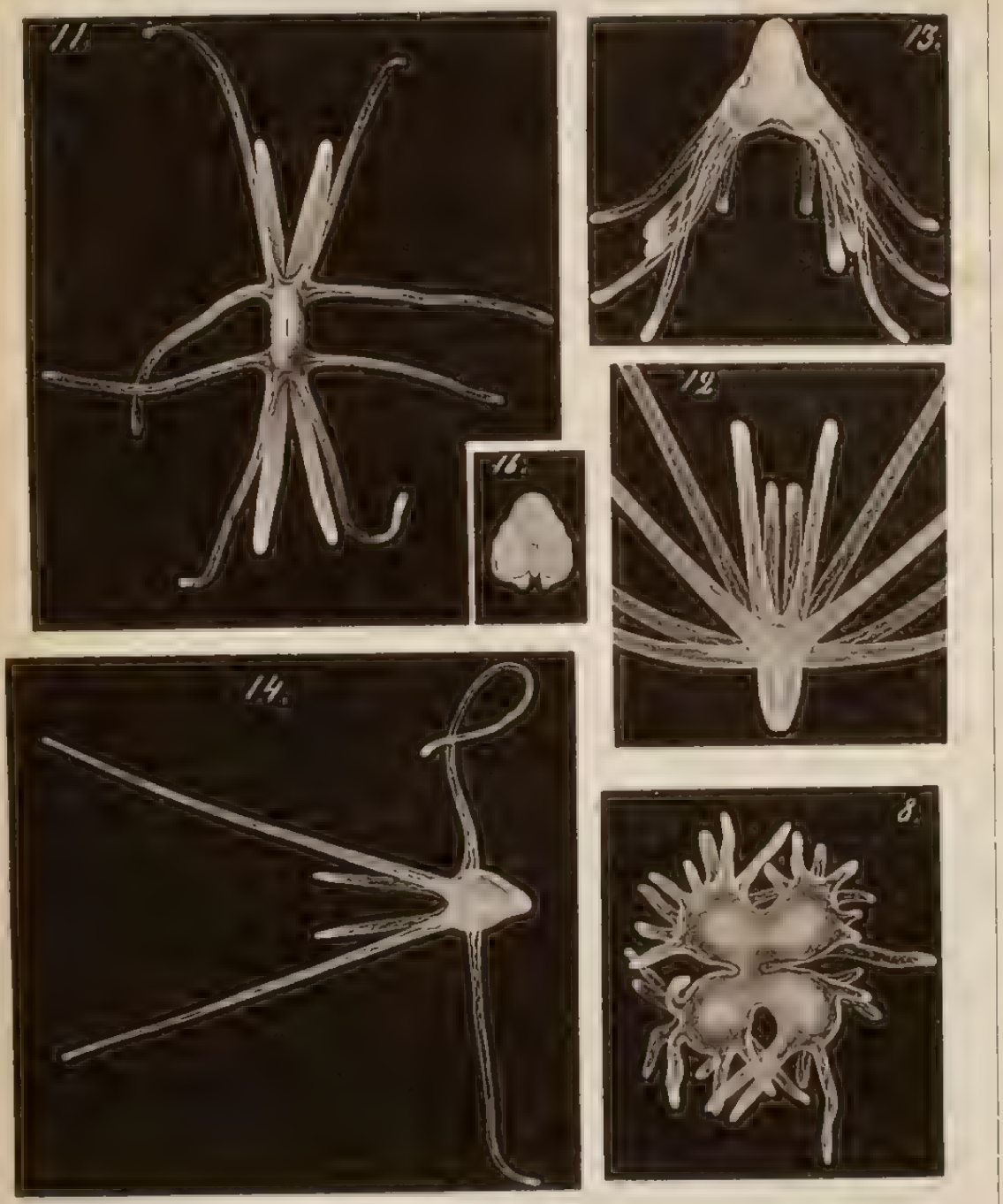
Mit Tafel IX.

Vorliegende kleine Arbeit hat einerseits den Zweck, Specialforschern eine bestimmte Grundlage zu bieten, dürfte aber andererseits manchem der Sache selbst weniger nahe stehenden Zoologen als bequeme Zusammenstellung willkommen sein. — Um möglichste Kürze und Klarheit zu erreichen, sollen die im Titel angedeuteten Verhältnisse im Zusammenhang und mit Benutzung einiger schematischer Figuren dargestellt werden. Auf die Litteratur, die am Ende aufgeführt ist, wird durch Zahlen, auf einige Thatsachen, die in einem Anhang zusammengestellt sind, durch Buchstaben verwiesen.

Den Bau einer einfachen noch skeletlosen Madrepore, wie solche z. B. durch den Jugendzustand von Asteroides repräsentirt wird, können wir als bekannt voraussetzen, eben so die Thatsache, dass das Skelet eine Ausscheidung von Ektodermzellen ist (6). Außerdem mag hier gleich vorausgeschickt werden, dass sich das Skelet bei allen Madreporen nur am aboralen Theil eines jeden Individuums findet, so dass also Mundscheibe, Tentakel und Schlundrohr bei seiner Bildung nicht in Betracht kommen.

Wir erkennen an einem einfachen möglichst vollständig und gleichmäßig ausgebildeten Madreporenskelet folgende Haupttheile:

A. Tschirkin ad nat. del.



A. Tschirkin ad nat. del

I. Die Basalplatte (vgl. Fig. 8 *b*). Sie ist ausgeschieden zwischen der aboralen Endfläche des Weichkörpers und einer dem Skelet zur Anheftung dienenden Unterlage. Ihre Gestalt ist im hohen Grade abhängig von der Beschaffenheit und von der Form jener Anheftungsfläche, kann aber im Allgemeinen als eben und kreisförmig angenommen werden.

II. Die Außenplatte (Fig. 8 *a*), Epithek. Dieselbe ist eine mehr oder weniger deutlich von der Basalplatte abgesetzte Fortsetzung der letzteren, welche der Leibeswand von außen aufliegt, aber die Anheftungsfläche nicht mehr berührt. Sie besitzt bei den meisten Korallen die Gestalt eines Kegelmantels und ist darauf bei der Herstellung der schematischen Figur Rücksicht genommen.

III. Die Innenplatte (Fig. 8 *i*) Mauer, theca, m — Mauerblatt, Muraille, theca Aut. pr. parte. Sie erhebt sich von der Basalplatte in Form einer ringförmigen der Außenplatte gewöhnlich parallelen Leiste und wird von einer in den Innenraum vordringenden Falte der Leibeswand umhüllt. Da mehrere solcher Falten koncentrisch angelegt sein können, so ist eine mehrfache Innenplatte nicht ausgeschlossen.

IV. Die Radialplatten (Fig. 8 *r*), Septa[1], Sternleisten. Diese Theile des Skelettes sind in größerer Anzahl vorhanden und stellen radiale Leisten dar, welche senkrecht von der Basalplatte aufsteigen und in radialen Falten der Leibeswand liegen, die mit den Paries (Mesenteries) alterniren. — Bei gleicher Ausbildung der Radial- und Innenplatten, wie sie in dem Schema vorausgesetzt, vielleicht aber niemals wirklich vorhanden ist, müssen sich beide durchdringen resp. bestimmte Stücke gemeinsam haben. — Über das Verhältnis der Radialplatten zu der Außenplatte ist zu bemerken, dass die ersteren sich auf die letztere erstrecken können, da sie ja eine Fortsetzung der Basalplatte ist. Sie können aber auch sekundär mit ihr verschmelzen.

Außer den unter I—IV genannten Skelettheilen kommen noch solche von sekundärer Bedeutung (z. B. die Columella) vor, welche wir hier übergehen können.

Obgleich sich aus den gegebenen Definitionen das Verhältnis von Skelet und Weichtheilen ohne Schwierigkeit ableiten lässt, scheint es doch zur schnelleren Orientirung zweckmäßig, einige räum-

---

[1] Die neue, mehrfach benutzte Benennung Skleroseptum muss als unlogisch gebildet fallen gelassen werden. Sie kann nur Verwirrung anrichten.

liche Beziehungen zwischen beiden besonders hervorzuheben (man vergleiche Fig. 8):

a. Die Leibeswand liegt immer zwischen der Innen- und Außenplatte.

b. Die Parietes liegen stets zwischen zwei Radialplatten und dieselben sind, so weit die Innenplatte sich oralwärts erhebt, von ihr in je einen peripherisch und in einen central gelegenen Theil getrennt.

c. Die Außenplatte ist nur auf ihrer Innenfläche, die Innenplatte aber auf beiden Seiten mit Weichtheilen überkleidet.

d. Wo die Radialplatten mit ihren Rändern sekundär an die Außenplatte stoßen, durchbohren sie die Leibeswand.

Die angegebenen Lagerungsbeziehungen in Verbindung mit der Thatsache, dass das Skelet vom Ektoderm ausgeschieden wird, ergeben für die Entstehung, das Wachsthum und die Struktur der angeführten Skelettheile eine Reihe von wichtigen Folgerungen:

1) Alle Skelettheile werden in Form von Platten, resp. Leisten angelegt und ihr Wachsthum findet durch Auflagerung neuer Theilchen auf die vorhandenen statt. Dieser Vorgang kommt häufig als Streifung auf Schliffen zum Ausdruck.

2) Bei der Vergrößerung ihrer Fläche verhalten sich alle Skelettheile übereinstimmend, dagegen ergeben sich beim Dickenwachsthum Verschiedenheiten. Die Verdickung der Basal- und Außenplatte kann nur von einer Seite her stattfinden, während dieselbe bei der Innenplatte und den Radialplatten von zwei Seiten her möglich ist.

3. Es liegen also bei der Basal- und Außenplatte die zuerst angelegten Theile immer auf der einen Seite (der nach außen gekehrten), die später angelegten auf der entgegengesetzten (der nach innen gekehrten).

4. Bei der Innenplatte werden die zuerst angelegten Theile auf beiden Seiten von sekundären Verdickungsschichten umgeben, dabei befinden sich aber Außen- und Innenseite nicht unter ganz gleichen Bedingungen, es wird also auch die Entwicklung der Verdickungsschichten auf jeder Seite eine verschiedene sein können.

5. Für die Radialplatten fällt dieser Grund weg, es wir desshalb hier der zuerst gebildete Theil die Mitte einnehmen und die späteren Anlagerungen werden auf beiden Seiten symmetrisch angeordnet sein. — Man vergleiche Fig. 4.

Der Werth der in Obigem gegebenen Auseinandersetzungen wird sich aus der Anwendung des Grundschemas auf specielle Fälle erkennen lassen. Wir wählen dazu folgende Typen, deren Beschreibung und Abbildung in den angezogenen Schriften nachzusehen ist.

Asteroides (6). Das Schema ist bei den Einzelindividuen direkt verwirklicht. Als specielle Eigenthümlichkeiten sind herauszuheben: Die variable Ausbildung der Außenplatte, welche manchmal ganz vollständig ist, häufig aber in ihrem Wachsthum hinter der Innenplatte zurückbleibt und zuweilen fast ganz fehlen kann — die Porosität der Innenplatte — und hinsichtlich der Entwicklung die Thatsache, dass die Radialplatten vor der Innenplatte angelegt werden und dadurch diese sich als eine von jenen ausgehende Bildung darstellt. (Letzteres scheint auch bei vielen anderen Korallen Regel zu sein.)

Balanophyllia (e). Hier gilt das von Asteroides Gesagte, nur ist zu bemerken, dass die typischen Arten der Gattung nie Kolonien bilden. Bei allen Exemplaren ist häufig innerhalb einer aboralen Zone der außerhalb der Innenplatte gelegene Abschnitt der Weichtheile verkümmert (vgl. Fig. 5—7).

Rhodopsammia (1) ist ebenfalls eine Einzelform, die von der vorigen hauptsächlich durch das vollständige Fehlen der Außenplatte sich unterscheidet; übrigens stimmt sie mit derselben vollständig überein.

Dendrophyllia (5). Zeigt dieselben Verhältnisse, ist aber eine koloniebildende Form und zeichnet sich besonders durch die Erhaltung der äußeren Weichtheile, welche nicht selten sich über mehrere Kelche erstrecken, aus.

Caryophyllia (4) bleibt immer solitär. Im Gegensatz zu den vorhergehenden Gattungen steht das vollständig undurchbohrte Skelet. Die Außenplatte fehlt vollständig (Fig. 6 und 7).

Mussa (4). Kolonien von wenigen Individuen, die im allgemeinen Bau wenig von Caryophyllien abweichen. Die Struktur der Leistchen etc. interessirt uns hier nicht.

Cladocora (2). Rasenförmige Büsche, deren Einzelpolypen als langgestrekte Caryophyllien aufgefasst werden können. (Es mag hier bemerkt werden, dass ich diese Koralle selbst untersucht habe und die in (2) gegebenen Thatsachen, so weit sie hier in Frage kommen, bestätigen kann.)

Fungia (δ). Diese Gattung zeigt, trotz ihrer scheinbaren Abweichungen, denselben Typus wie Caryophyllia. Um sie auf jene

zurückzuführen, genügt es, sich zu erinnern, dass hier die sonst kegelförmige Innenplatte flach ausgebreitet ist. Die hier basal gelagerten peripherischen Weichtheile sind auf der ganzen Außenfläche erhalten (Fig. 3).

Galaxea (7). Die Übereinstimmung mit Mussa und Cladocora ist eine sehr vollständige, doch ist zu bemerken, dass sich die peripheren Theile der Leibeswand über die ganze Oberfläche einer Kolonie erstrecken und dadurch eine Beziehung zu den nächsten Formen zu Stande kommt.

Stylophora (3). Hier finden sich dieselben Verhältnisse wie bei Galaxea, nur sind die Einzelpolypen viel weniger selbständig.

Seriatopora und Poecillopora (8) schließen sich, so weit ihr Bau bekannt, ganz an Stylophora an, die speciellen Eigenthümlichkeiten der Parietes etc. haben für unsere Untersuchung keine Bedeutung.

Coeloria (*c*). Hier ist die Selbständigkeit der Einzelpolypen noch weiter reducirt. Die vereinigten Leibeswände bilden auf der Außenseite der massigen Kolonie einen kontinuirlichen Überzug, der nur durch die Tentakel und die Mundöffnungen unterbrochen wird (Fig. 10).

Madrepora (*b*) ist von den vorigen Gattungen nur durch die Details in der Skeletentwicklung verschieden (Fig. 9).

Flabellum (1) (*a*). Diese Koralle bildet einen ganz eigenen Typus, wegen des gänzlichen Fehlens der Innenplatte. Die Außenplatte ist gut entwickelt und die Radialplatten setzen sich auf sie fort. (Die Homologisirung der Außenplatte mit der Innenplatte (Theca) der vorhin beschriebenen Korallen wird aus der Struktur derselben als irrig erkannt.) (Fig. 1, 2 und 4.)

Bathyactis (9) scheint nach der vorliegenden Beschreibung nur Basalplatte und Radialplatten zu besitzen.

Ich glaube, dass die angeführten Beispiele so ziemlich Alles, über das Verhältnis von Skelet und Weichtheilen der Madreporen zur Verfügung stehende Thatsachenmaterial umfassen und schließe aus der Anwendbarkeit des vorhin von mir aufgestellten Schemas auf diese sämmtlichen Fälle auf dessen Richtigkeit.

Anhang.

a. Das Skelet von Flabellum Michelini aus dem Tertiär (Modena) zeigt auf Querschliffen eine von den mir sonst noch vorliegenden aporosen Korallen ganz abweichende Struktur. Während nämlich die (bei durchfallendem Licht) dunkle Linie, welche der primären Anlage des Skelets entspricht, in den Septen die Mitte einnimmt ganz wie bei Mussa (4) etc., findet sich dieselbe am Mauerblatt (Außenplatte) ganz peripherisch (vgl. Fig. 4), so dass sich also hier eine total einseitige Auflagerung von Stereoplasma nachweisen lässt. Daraus lässt sich aber mit großer Wahrscheinlichkeit eine Ausscheidung dieses Mauerblattes auf der Außenseite der Leibeswand folgern.

b. Madrepora sp. (Fig. 9) (die Art ist nach den Präparaten nicht mehr genau zu bestimmen) habe ich schon vor Jahren einer genaueren Untersuchung unterworfen und eine ganze Reihe von Schliffen und Schnitten gefertigt, hatte aber bis jetzt noch keine Veranlassung, die gefundenen Thatsachen zu publiciren. Hier will ich nur einige kurze Bemerkungen anführen: Das Skelet verdickt sich nahe der Kelchmündung schon bedeutend und es lässt sich erkennen, dass bei der Verdickung der Zweige die sekundäre Einschiebung peripherischer, sekundärer Septen von Bedeutung ist. Spätere Verdickungen zeichnen sich auf Querschnitten durch deutliche Schichtung aus und erfüllen große Hohlräume. Die ektodermale Entstehung des ganzen Skelettes wird durch eine kontinuirliche Schicht von Calicoblasten auf denselben bewiesen. Die Leibeswand überzieht die ganze Kolonie und in ihr entstehen die ersten Anlagen der Knospen. Anordnung der Parietes und Septen wurde schon früher mitgetheilt.

c. Coeloria sp.? (von der brasilianischen Küste) (Fig. 10). Die Kelche dieser Gattung sind nicht vollständig von einander getrennt und besitzt daher das Mauerblatt (Innenplatte) Lücken. Zwischen je zwei Septen liegt eine Paries und umgekehrt. Die Septa dominiren in ähnlicher Weise wie bei Mussa. Die Leibeswand erscheint als ursprünglich ebene, durch die Kontraktion der Parietes an das Skelet angedrückte Lamelle, welche die Oberseite der ganzen Kolonie überzieht und allen Raum zwischen den Mundscheiben ausfüllt.

d. Fungia patella (Fig. 11). Der Habitus der Fungien ist bekannt und bleibt hier nur zu betonen, dass eine solche eine normale Madrepore darstellt, bei der die Neigung der Erzeugenden des Kegelmantels, hier des Mauerblattes, zu der Achse 90° erreicht oder über-

schreitet. Dies wird durch einen Tangentialschnitt bestätigt, welcher ganz mit einem Sektor eines Querschnittes von Mussa übereinstimmt. — Die Trennung der Parietes in je einen centralen und einen peripherischen Abschnitt ist bei Mussa sehr deutlich, auch die Trennungslinien im Mauerblatt fallen hier sehr in die Augen. Die Leibeswand überzieht die ganze Außen- resp. Unterfläche.

c. Über Balanophyllia italica habe ich eingehende Untersuchungen angestellt und auch die Entwicklung bis zu Exemplaren mit 24 Septen verfolgt. Eine Veröffentlichung schien mir bis jetzt nicht geboten, da sich wichtige Unterschiede von Asteroides nicht vorfanden.

NB. Es kann vielleicht nicht schaden, wenn ich hier ausdrücklich hervorhebe, dass ich nicht bloß unnatürlich kontrahirte Alkoholexemplare untersucht habe, sondern auch eine ganze Reihe lebender Formen und zwar unter möglichst normalen Verhältnissen!

Darmstadt, December 1885.

Citirte Schriften.

1) Fowler, G. Herbert, The Anatomie of the Madreporaria I. Anat. J. Mirosc. Sc. London 1885.
2) v. Heider, A., Die Gattung Cladocora Ehrbg. Aus dem LXXXIV. Band d. Sitzb. k. k. Akad. d. Wiss. Wien 1881.
3) v. Koch, G., Mittheil. über Cölenteraten. Anatomie von Stylophora digitata Poll. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XI. Jena 1877.
4) —— Bemerkungen über das Skelet d. Korallen. Morphol. Jahrb. Bd. V.
5) —— Mittheilungen über das Kalkskelet der Madreporaria. Morphol. Jahrb. Bd. VIII.
6) —— Über die Entwicklung des Kalkskelets von Asteroides calycularis und dessen morphologische Bedeutung. Mitth. d. Zool. Stat. zu Neapel. Bd. III.
7) —— Die ungeschlechtliche Vermehrung einiger paläozoischer Korallen. Palaeontographica XXIX. Bd.
8) Moseley, Seriatopora, Pocillopora etc. Quart. J. Micr. Sc. 1882.
9) —— Rept. Voyage H. M. S. »Challenger«. Vol. II.

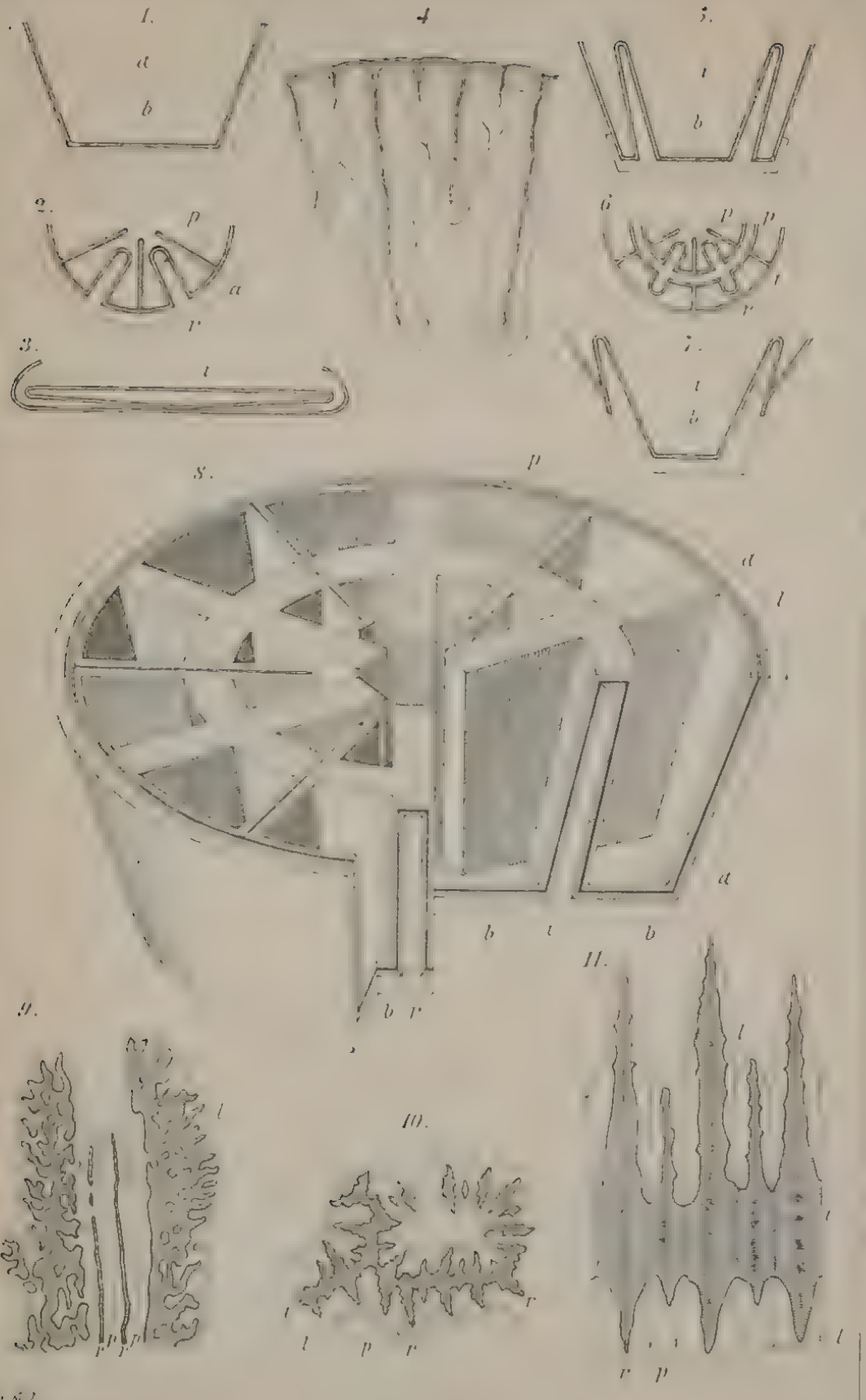
Erklärung der Abbildungen.

Tafel IX.

NB. Bei den schematischen Figuren 1—3 und 5—7 sind die Weichtheile dunkel angegeben, die Skelettheile weiß gelassen, bei Fig. 8 ist auf den Durchschnitten der Weichtheile das Ektoderm (einschl. Calycoblasten) durch feine Strichelung, die Bindesubstanz durch eine schwarze Linie, das Entoderm durch Punkte angedeutet. Außerdem bedeutet in allen Figuren: *a* Außenplatte, *b* Basalplatte, *i* Innenplatte, *l* Leibeswand, *p* Paries, *r* Radialplatte. Die beim ausgestreckten Thier über das Skelet hervorragenden Theile sind in allen Figuren weggeschnitten gedacht.

Fig. 1. Schemat. Radialschnitt von Flabellum.
Fig. 2. Querschnitt dazu.
Fig. 3. Schemat. Radialschnitt von Fungia.
Fig. 4. Theil eines Querschliffes von Flabellum Michelini. Zeigt die Folge der Verdickungen (Stereoplasma LINDSTR.).
Fig. 5. Schemat. Radialschnitt von Balanophyllia (mit wenig entwickelter Epithek).
Fig. 6. Schemat. Querschnitt derselben, oberhalb der Grenze der Außenplatte (Epithek).
Fig. 7. Schemat. Radialschnitt von Caryophyllia, resp. Cladocora etc.
Fig. 8[1]. Schema einer Madrepore mit vollständig ausgebildeten primären Skelettheilen. Ein Quadrant, so wie die äußere Hälfte eines kleinen Sektors ist ausgeschnitten, so dass die Basal-, Außen-, Innen- und Radialplatten mit den sie umgebenden Theilen der Leibeswand im Durchschnitt erscheinen. Fig. 1 und 2, 5—7 sind durch Reduktionen aus dieser Figur erhalten.
Fig. 9. Längsschliff einer Zweigspitze von Madrepora mit einem Haupt- und einem Nebenkelch. Die Weichtheile sind durch dunkle Linien angedeutet.
Fig. 10. Querschliff eines Polypen von Coeloria.
Fig. 11. Theil eines Tangentialschliffes von Fungia.

[1] Die Darstellung der Theile in Form kantiger Körper geschah im Interesse der Deutlichkeit.



Lith. Anst. v. F. Wirtz, Darmstadt. Verlag v. W. Engelmann, Leipzig

Über das Nervensystem und die Sinnesepithelien der Herzmuschel (Cardium edule L.) nebst einigen Mittheilungen über den histologischen Bau ihres Mantels und ihrer Siphonen.

Von

Karl Drost,
stud. rer. nat.

Mit Tafel X.

Nachdem W. Flemming die haaretragenden Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken entdeckt, sie durch fast alle Klassen derselben verfolgt (6) und in einer zweiten Arbeit (7) ihren Zusammenhang mit den letzten Nervenendigungen als unzweifelhaft nachgewiesen hatte, durfte man annehmen, dass durch eine weitere Fortführung dieser seiner Arbeiten wesentlich Neues nicht würde aufgefunden werden. Von dem über den Körper ausgebreiteten Empfindungsapparat wandte sich daher die Forschung mehr den etwas weiter entwickelten Organen zu, die von dichten Anhäufungen eigenthümlich modificirter Sinneszellen gebildet werden und auf bestimmte Stellen gewöhnlich lokalisirt sind. Jedoch fast nur bei den höheren Mollusken suchte man solche Organe. So beschrieb Simroth (19) ein Geschmacksepithel bei den Pulmonaten, Béla Haller (1) entdeckte bei den Rhipidoglossen die Seitenorgane und die Geschmacksbecher in der Mundhöhle, welche Flemming bei Trochus auch an den Fühlern auffand (12). Diese Geschmacksbecher hat der letztere Forscher, wie er in Kürze mittheilt, auch bei zwei Lamellibranchiaten gesehen, bei Anomia (9, pag. 370) und bei Pecten (12, pag. 144). Im Übrigen blieben aber die Lamellibranchiaten völlig unberücksichtigt, ob-

wohl man auch bei ihnen mit Recht verwandte Bildungen vermuthen konnte. Alles, was über frei vorstehende Sinneshaare in der früheren Litteratur berichtet wird, hat Flemming in seiner ersten Arbeit (6) zusammengestellt. Aber noch nicht bekannt konnten ihm damals die interessanten Angaben und Zeichnungen in der Fauna der Kieler Bucht von H. A. Meyer und K. Möbius sein (16), nach denen viele Muscheln außerordentlich breite und lange Haarbüschel an den Mantel- oder Siphopapillen besitzen. Diese müssen doch ebenfalls einem koncentrirten, eigenthümlich gestalteten Sinnesepithel angehören.

Von Herrn Professor Möbius wurde ich angeregt, bei den verschiedenen Muschelarten der Kieler Bucht diese Organe genauer zu untersuchen. Da es sich indessen bald als sehr langwierig erwies, für jede Art die geeigneten Untersuchungsmethoden aufzufinden, habe ich mich schließlich zunächst auf Cardium edule L. beschränkt, bei welchem Thier ein äußerst mächtiges Haarbündel aus einer Einsenkung an der Spitze aller der Siphocirren vorragt, die nach der alten Angabe von Will (22) auch mit Augen sollen ausgestattet sein. Zugleich aber suchte ich die Frage nach der kürzlich mehrfach bezweifelten Existenz dieser Augen zu entscheiden. Auch wurden die Pinselzellen der Körperhaut bei Cardium edule und zwei anderen Lamellibranchiaten des Kieler Hafens von mir isolirt, und gerade bei Cardium edule boten sie ein Beispiel dafür, dass noch beachtenswerthe Abweichungen vom allgemein bekannten Typus vorkommen können. Ihren Zusammenhang mit den Nervenelementen suchte ich für diese Species zu bestätigen und wurde dadurch veranlasst, die Untersuchungen auf das gesammte Nervensystem auszudehnen. Bei der Arbeit ergab es sich von selbst, dass auch dem sonstigen mikroskopischen Bau des Mantels und der Siphonen von Cardium edule einige Aufmerksamkeit geschenkt wurde. Was ich über diesen zu erwähnen habe, werde ich der Beschreibung des Nervensystems und der Sinnesepithelien folgen lassen.

Über das Nervensystem.

Die einzigen bisherigen Angaben über das Nervensystem von Cardium edule sind in der großen Abhandlung Duvernoy's »Sur le système nerveux des Mollusques acéphales« (4) enthalten.

Vor Duvernoy waren schon die drei Hauptganglien der Acephalen mit den verbindenden Kommissuren und den wichtigsten von

ihnen abgehenden Nerven bekannt. Aber er hat erst umfassendere und vergleichende Studien in den verschiedenen Abtheilungen gemacht, und seinen Untersuchungen sind keine neueren gefolgt. Abgesehen von zahlreichen speciellen Beobachtungen verdankt man ihm die Feststellung des geschlossenen Mantelbogens für viele Arten und die Entdeckung des interessanten Nervenplexus. Nach seinen Beobachtungen unterscheidet er bei den Lamellibranchiaten zwei besondere Typen des Nervensystems, den »type palléal monocirculaire« und »palléal bicirculaire«. Der erste ist dadurch charakterisirt, dass vom Cerebral- und Visceralganglion starke Nerven unter zahlreichen Verzweigungen zu dem selbständigen und gangliösen Mantelrandnerven sich hin erstrecken, der von keinem Ganglion entspringt und einen geschlossenen Kreis bildet. Im zweiten Typus geht vom Cerebralganglion ein vorderer (nerf palléal antérieur), vom Visceralganglion ein hinterer Mantelnerv (palléal postérieur) aus, die mit ihren zwei Hauptästen oder wenigstens mit je einem derselben von beiden Seiten her zusammentreffen und verschmelzen (l. c. pag. 33). Er heißt zweikreisig, weil auf jeder Seite des Thieres durch den Mantelbogen und die Kommissur zwischen vorderem und hinterem Ganglion ein vollständiger Ring gebildet wird (pag. 99). Den ersten Typus beschreibt Duvernoy nur für die Monomyarier und für Pinna, während der zweite der gewöhnlichste ist und besonders allen Siphonaten, also auch Cardium, zukommt.

Wie ich diese allgemeinen Verhältnisse nach Duvernoy's Angaben beschrieben habe, will ich auch seine Darstellung des Nervensystems von Cardium edule im Besonderen folgen lassen (pag. 116). Nach seinen Beobachtungen sind die Fußganglien, obwohl unmittelbar an einander gelagert, nicht zu einer Masse verschmolzen. Jedes giebt auf der äußeren Seite vier starke Nerven ab (Fig. 1 *h*—*h'''*). An den Kommissuren zwischen Fuß- und Cerebralganglien (*f*) befindet sich jederseits ein kleines Ganglion, von dem ein Nerv ausgeht (*e*). Der vordere, wie der hintere Mantelnerv ist ansehnlich. Der hintere (*p*) theilt sich in zwei Hauptäste, von denen der innere den beiden Siphonen angehört.

Die Bezeichnung von inneren oder äußeren Abzweigungen dieser Mantelnerven bezieht sich bei Duvernoy lediglich auf die Anfangsrichtung, die am Visceralganglion eine hintere, am Cerebralganglion eine vordere ist, obwohl sehr bald nach der Umbiegung in den Mantel nach vorn oder hinten seine inneren Äste ganz außen zunächst dem Mantelrand verlaufen, und innerhalb des von ihnen gebildeten Bogens

die äußeren. Da ich mich stets auf DUVERNOY beziehen muss, nehme ich seine Terminologie an.

Er beschreibt weiter, dass von dem inneren Aste des hinteren Mantelnerven, von dem ich eben sprach, dem Siphonerv, ein Zweig quer abgeht und zwischen den beiden Siphonen endigt. Der äußere Ast (*o* und *o'*), der ausschließlich den Mantel zu versorgen hat, theilt sich wieder in zwei Nerven, die mit den zwei Hauptästen (*d* und *d'*) des vorderen Mantelnerven zusammentreffen. Nachdem DUVERNOY Anfangs ausdrücklich gesagt hat, dass dieser äußere Hauptast ganz für den Mantel bestimmt ist, schreibt er trotzdem später, dass von ihm, wie von dem inneren Ast, ein Querzweig sich abtrennt, der zum Rectum führt (*n*). Nach seiner Abbildung zu urtheilen, hat DUVERNOY unter der Bezeichnung »Rectum« den oberen Sipho verstanden, so dass also der Hauptmantelast, nachdem er eben erst vom Siphonerven sich getrennt hat, wieder in dessen Gebiet hinübergreift. Indessen wird der Leser, wenn er die vorstehende kurze Beschreibung nach DUVERNOY mit der verkleinerten Kopie seiner Abbildung (Fig. 1) vergleicht, selbst finden, dass beide keineswegs in vollem Einklange mit einander stehen. Theils ist die Abbildung entschieden unrichtig, sie bringt unerklärliche Verhältnisse zur Darstellung, die im Texte nicht erwähnt sind, wie den Verlauf der hinteren Hauptmantelnerven über den Schließmuskel schräg nach vorn (*o'*). Andererseits wird man aus einem Vergleich mit der nach meinen Untersuchungen angefertigten Zeichnung (Fig. 2) ersehen, dass seine Abbildung theilweise seine Beschreibung an Genauigkeit übertrifft. Da ich diese vollständig wiedergegeben und von seiner Figur eine getreue Kopie beigefügt habe, ist es wohl nicht nothwendig, hierauf im Einzelnen näher einzugehen und auf die weniger wichtigen Differenzen zwischen DUVERNOY's Darstellung und meinen Beobachtungen jedes Mal aufmerksam zu machen. In einigen wesentlichen Punkten aber muss ich seine Angaben berichtigen und kann denselben manches Neue hinzufügen.

Da die Nerven großentheils in das Muskelgewebe eingelagert sind, wählte ich zur Untersuchung, um möglichst zarte und durchscheinende Muskelmassen zu haben, ziemlich kleine Thiere und mit Vorliebe solche, die erst kurz vorher im Aquarium abgestorben waren. Sehr schön geeignet waren auch Individuen, die ich in wenig Wasser, schließlich unter Zusatz von Essigsäure, allmählich hatte absterben lassen, so dass alle sonst stark kontrahirten muskulösen Organe ausgestreckt blieben und ziemlich durchsichtig waren. Als sehr

zweckmäßig erwies sich dann noch eine geringe Maceration, um die äußeren Gewebe abpinseln und abspülen zu können. Die Untersuchung der Objekte geschah unter der Lupe in 1 %iger Essigsäure, direkt oder nachdem ich sie in dieser längere Zeit hatte liegen lassen.

Die Angaben Duvernoy's über die Fußganglien (Fig. 2 *pg*) und deren Nerven kann ich bestätigen. Die beiden weitgetrennten vorderen Ganglien (*cg*) entsenden außer den Mantelnerven (*vm*) und den Kommissuren, durch welche sie unter einander (*cc*) mit den Fuß- (*cp*) und den Visceralganglien (*cv*) verbunden sind, noch je einen kleineren Nerven (*s*). Er hat seinen Ursprung gleich neben dem Mantelnerven und zwar entweder von einer vorragenden Basis, die er mit diesem gemein hat, einem kurzen Nervenstamm, oder direkt aus dem Ganglion. Er verliert sich auf dem vorderen Schließmuskel, den er offenbar zu innerviren hat.

Denselben Nerven beschreibt Duvernoy, obwohl er ihn gerade bei Cardium nicht gefunden hat, in übereinstimmender Weise für viele Siphonaten und beansprucht ihn stets als Schließmuskelnerv. Allerdings verläuft er bei Cardium außerhalb des Mantelnerven und nicht innerhalb desselben, wie es Duvernoy bei den übrigen Muscheln dargestellt hat.

Der vordere Mantelnerv (*vm*) theilt sich noch auf dem Schließmuskel in zwei Hauptäste. Der äußere Ast (*a*) biegt dann sofort in den Mantel ab, der innere (*i*) folgt noch eine Weile der alten Richtung und wendet im Bogen nach hinten in den äußeren muskulösen Mantelrand um. An dieser Beugung entsendet er einen Zweig, der seinem eigenen künftigen Verlauf gerade entgegengerichtet und für die Anfangspartien des vorderen Mantelrandes bestimmt ist. Den gleichen Nerven erwähnt Duvernoy bei Lutraria, Mya und Mactra.

Das Visceralganglienpaar ist in seiner Zeichnung sehr in die Breite gezogen, hat seinen größten Durchmesser parallel einer Seitenachse des Thieres. So gestaltet sah ich es selten. Es bildete meistens ein Quadrat mit zwei Kegeln am vorderen Rande (Fig. 2 *vg*), in welche die Kommissuren von den Cerebralganglien eintreten. Es liefert jederseits diese Kommissur (*cv*), den Kiemennerv (*br*) und den Mantelnerv (*hm*), den »nerf palléal postérieur«. Dieser eine Mantelnerv verläuft schräg nach hinten und auswärts über den Schließmuskel, ohne überhaupt in zwei starke Äste zerspaltet zu werden. Er setzt sich entlang der Basis des oberen Sipho in der zarten Haut fort, die den oberen Mantelraum vom unteren scheidet,

und tritt dann in die Muskelwandung des Eingangssipho ein. Hier endigt er nicht, wie Duvernoy glaubte, sondern er verlässt die Siphonen wieder, nachdem er sie mit kräftigen Nerven versehen hat, und biegt in den Mantel nach vorn ein, um dem inneren Ast des vorderen Mantelnerven (*i*) zu begegnen und mit ihm einen kontinuirlichen Mantelbogen zu bilden (Fig. 2 *I*). Duvernoy sagt in seiner historischen Einleitung (pag. 15) und in dem allgemeinen Theil (pag. 23) ausdrücklich, dass die Mantelnerven Äste oder Zweige zu den Siphonen hin abgeben. Nach seiner Meinung trennt sich nun bei Cardium schon sehr bald ein einziger Siphonerv ab, der so ansehnlich ist, dass Duvernoy selbst ihn hier nicht als eine Abzweigung des Mantelnerven auffasst, sondern den ursprünglichen Stamm in zwei Äste, einen zum Mantel, einen zu den Siphonen hin, zerfallen lässt. Danach würden doch diese noch in Bezug auf die Innervation gegenüber dem Mantel sehr selbständig sein. Das oben beschriebene thatsächliche Verhalten entspricht vielmehr der modernen Ansicht von der Entstehungsweise der Siphonen und ihrer verhältnismäßigen Ausbildung bei Cardium. Man nimmt bekanntlich an, dass sie nur durch Anpassung veränderte Theile des Mantelrandes sind, und sie sind sehr kurz in der ganzen Familie der Cardiiden.

Natürlich hat der Hauptnerv, da er kräftige Zweige an die Siphonen abgiebt, beim Eintritt in den Mantel stets einen bedeutend geringeren Durchmesser. So kommt es, dass Duvernoy in einigen anderen Fällen (Lutraria, Mya) seinen nerf palléal postérieur als einen mächtigen Nervenstamm beschreibt, der außer den Zweigen zu den Siphonen auch solche zum Mantel entsendet, die mit den Ästen des nerf palléal antérieur sich treffen. Nur bei zwei Muscheln vertritt er dieselbe Ansicht, die mir für Cardium edule die einzig mögliche zu sein scheint. Bei Mactra semistriata, von der leider keine Abbildung in seinem Werke enthalten ist, schreibt er, nachdem er die zu den Siphonen führenden Nerven aufgezählt hat: »le tronc principal se prolonge encore le long du bord musculaire du manteau« (pag. 130). In der Monographie über Cytherea Chione findet sich folgende Stelle (pag. 124): »La branche externe ou antérieure de la seconde division du palléal postérieur est proprement la continuation du tronc qui appartient essentiellement au manteau . . . . . Ce nerf se continue et se confond avec le nerf palléal antérieur.«

Gewiss mit Recht bezeichnet Duvernoy den zweiten Typus des Nervensystems der Lamellibranchiaten als den type palléal bicirculaire. Aber gerade von den fünfzehn Siphonaten, von denen er Ab-

bildungen giebt, ist nur bei fünfen der Mantelbogen ganz gezeichnet. Der doppelte Bogen, der auch vorkommen soll, gebildet von je zwei Ästen der Mantelnerven, ist bei keinem Siphonaten vollständig zur Darstellung gebracht. Dieser ist nun bei Cardium edule entschieden vorhanden, wenn auch nicht in solcher einfachen Weise, wie DUVERNOY meinte. Die beiden Äste des vorderen Mantelnerven verlaufen Anfangs ziemlich getrennt von einander, da der innere Ast erst später, näher dem Rande, in den Mantel einlenkt. Ihm nähert sich aber der äußere allmählich unter sehr spitzem Winkel und trifft etwa in der Mitte des Mantelrandes, wenn man die Siphonen ausschließt, wieder mit ihm zusammen. An derselben Stelle, die durch eine kleine gangliöse Anschwellung ausgezeichnet ist, endigt auch ein allerdings viel schwächerer Ast des hinteren Mantelnerven (*e*), der bis hierher ungefähr parallel den Hauptnerven begleitet hat. Hier ist also gleichsam ein Knotenpunkt (*k*, links im Bilde) der sämmtlichen vier Hauptmantelnerven. Vielleicht muss dieser nur als eine starke Annäherung der beiden ununterbrochenen Mantelbogen aufgefasst werden, die auch sonst, wie ich noch zeigen werde, vielfach kommuniciren. In Zukunft nenne ich den äußersten, von den inneren Ästen gebildeten Bogen den ersten Mantelbogen (Fig. 2 *I*), den anderen den zweiten (*II*). Dass Anfangs getrennte Nerven sich wieder vereinigen, hat DUVERNOY einigemal am hinteren Mantelnerven beobachtet. So verbinden sich bei Psammobia vespertinalis die beiden Äste desselben wieder, während bei Mesodesma Quoyi die beiden getrennt entspringenden Mantelnerven, sein palléal postérieur und palléal latéral, im weiteren Verlauf zu einem verschmelzen. Der eben erwähnte Ast des hinteren Mantelnerven von Cardium edule, der größtentheils innerhalb dieses verläuft, nach DUVERNOY's Bezeichnungsweise aber ein äußerer ist, zweigt sich gewöhnlich an der Basis des Ausgangssipho ab, ohne dass sich für diese Abzweigung ein näher bestimmter, konstanter Punkt angeben ließe.

Lässt man es gelten, dass nach den bisher beschriebenen Verhältnissen ein doppelter Mantelbogen bei Cardium edule besteht, so wird man in Wirklichkeit einen dreifachen anerkennen müssen. Denn kurz nach der Zweitheilung des vorderen Mantelnerven geht von dem äußeren Ast ein zarter Nerv ab, der nahe dem inneren Saume der Mantelrandmuskeln und ihm parallel bis ans hintere Ende mit Leichtigkeit zu verfolgen ist (*III*), da er stets in der äußerst zarten inneren Mantelhaut bleibt. Er endigt im Hauptmantelnerven oder im zweiten Bogen.

Es bleibt mir noch übrig, das bis jetzt entwickelte Hauptschema durch Beschreibung der feineren Verzweigungen auszufüllen, die ich an glücklich präparirten Objekten verfolgen konnte.

Eine regelmäßige Anzahl sehr kräftiger Nerven tritt in die Siphonen ein. Zwei (Fig. 2, *1* und *2*) empfängt der obere Sipho, drei der untere (*3*, *4*, *5*), der ja durch eine größere Anzahl von Cirren, also auch durch ein reichlicheres Sinnesepithel sich vor dem oberen auszeichnet. Jeder dieser fünf Nerven besitzt eine beträchtliche gangliöse Anschwellung. Die beiden ersten bilden die accessorischen Ganglien (Fig. 2 *ag*) stets erst in der oberen Hälfte der Siphowand, so dass von diesen die weiteren Verzweigungen ausgehen. Die drei Nerven des Ausgangssipho sind gewöhnlich gleich an der Abgangsstelle vom Mantelnerven gangliös verdickt, und nur selten fand ich hier die Ganglien ähnlich gelagert wie am oberen Sipho.

v. Ihering (14, pag. 57) führt Cardium unter den Lamellibranchiaten auf, die nur ein accessorisches Ganglion für die Siphonen besitzen. Ich kann nicht vermuthen, welches ihm aufgefallen ist. Vielleicht auch hat er nicht Cardium edule, sondern andere Species untersucht. Denn, wie Duvernoy (pag. 36) schreibt, kann die Existenz und die Anzahl dieser Ganglien bei sehr nahestehenden Species bedeutend variiren.

Duvernoy selbst bemerkt, er habe bei Cardium edule keine sekundären Ganglien gesehen. Diese aber oder gangliöse Nerven, die er den eigentlichen Nerven gegenüber stellt, erwähnt er bei mehreren anderen Siphonaten, bei Cytherea, Mya, Lutraria, wo sie schon durch die gelbe Farbe, die sie mit den Hauptganglien gemeinsam hatten, als solche sich zu erkennen gaben.

Bei Cardium edule besitzen die Haupt- und Nebenganglien dieselbe matte weiße Farbe, wie die Nerven. Trotzdem habe ich überall wo besonders starke Anschwellungen der Nerven mir aufstießen, von welcher Form sie auch sein mochten, sie als accessorische Ganglien angesprochen und glaubte mich dazu berechtigt, weil ich in den Fällen, wo ich das Mikroskop zu Hilfe zog, in der That Komplexe von Ganglienzellen nachweisen konnte.

Der erste der fünf Siphonerven scheint auf den Schließmuskel in spitzem Winkel vom Mantelnerven auszugehen. Aber bei genauerer Betrachtung wird man fast stets finden, dass er bis hierher nur besonders eng dem Mantelnerven sich anschließt und dass er gleich neben diesem als selbständiger Nerv direkt aus dem Visceralganglion hervorgeht. Er entspricht offenbar den nach Duvernoy

ganz ähnlich verlaufenden, selbständigen kleinen Nerven bei Cytherea Chione und Lutraria solenoides. Die übrigen vier Siphonerven zweigen sich unter spitzem bis rechtem Winkel vom Hauptmantelnerven ab, der dritte befindet sich stets äußerst dicht an der die Siphonen trennenden Wandung.

Alle fünf Nerven verzweigen sich dichotomisch mehr und mehr. Ihre letzten Ausläufer treten in die Papillen ein, was allerdings erst mikroskopische Schnitte zu zeigen vermögen (Fig. 10 *n*, *cn*). Auf eine nähere Beschreibung dieser Verzweigungen kann ich verzichten, da in ihrer Anordnung keine Regelmäßigkeit herrscht und ich selbst auf den beiden Seiten desselben Thieres niemals die Symmetrie völlig gewahrt fand. Durch zarte Kommissuren stehen diese Nerven oder meistens die kleinen Ganglien der Reihe nach mit einander in Verbindung. Zwischen den beiden Nerven des oberen Sipho ist diese Verbindung am leichtesten festzustellen. Hier sieht man von der Kommissur zuweilen in ungefähr gleichmäßigen Abständen sehr feine Nervenfäden von etwas verdickter Basis dem Siphorand zustreben. Hie und da glaubte ich auch Anastomosen zwischen den Verzweigungen desselben Nerven oder zweier benachbarten zu sehen, doch nicht mit solcher Gewissheit, dass ich sie abzubilden wagte.

Desto sicherer war der Nervenplexus am Mantelrande nachzuweisen, den Duvernoy entdeckt, aber nur bei den Najaden in ausgezeichneter Weise dargestellt hat. Bei keinem einzigen Siphonaten ist er von ihm beschrieben. Zwischen den beiden hinteren Mantelnerven, die beide noch in Muskeln eingebettet sind, waren von einem zum anderen führende zarte Fäden, die sich verzweigen können, nur mit großer Mühe aufzufinden. Desto deutlicher und schöner entwickelt und viel komplicirter bemerkte ich den Plexus in dem langgezogenen, spitzen Dreieck zwischen den beiden Ästen des vorderen Mantelnerven (Fig. 2 *pl*), wo verschiedene kleine Ganglien in das Netz eingestreut sind. In dem breiteren Raume zwischen dem zweiten und dem dritten innersten Mantelbogen fand ich ebenfalls einige Andeutungen des Plexus. Hier zu erwähnen ist noch ein zarter Nerv, der von dem noch ungetheilten vorderen Mantelnerven zu seinem äußeren Ast oder dem dritten Mantelbogen sich hin begiebt.

Für die Mantelpartien innerhalb des dritten Bogens habe ich nur am hinteren Ende des Thieres öfter einen zarten Faden sich abtrennen sehen. Desto zahlreicher sind die feinen Nerven, die der erste, wohl sensible Mantelbogen in die äußerste Kante des Mantelrandes entsendet, an seinem ganzen Umfang. Diese vertheilen sich

offenbar zu den hier sehr häufigen Sinneszellen. Sie verzweigen sich dichotomisch und sind vielfach durch Anastomosen in verschiedener Weise verbunden. An der Abgangsstelle vom Hauptnerven zeigen sie gewöhnlich eine kleine, wahrscheinlich gangliöse Verdickung.

Die Endigungen der sensiblen Nerven, so weit ich sie beobachten konnte, werde ich erst nach der Besprechung der Sinnesepithelien beschreiben.

Über die Sinnesepithelien.

Am frischen Thier sind Sinneshärchen erst mit der Immersionslinse deutlich sichtbar. Da sie sehr fein sind, nur eine kurze Strecke und in breitem Büschel aus der Cuticula vorragen, so ist es erklärlich, dass sie bei schwächerer Vergrößerung nicht den Eindruck von einzelnen Haaren, den früher sogenannten Sinnesborsten machen, wie die längeren, schmächtigeren Haarbündel vieler anderer Mollusken. Dennoch lernt man bald sie auffinden. Denn über den Sinneszellen, denen die Härchen aufsitzen, hat die Cuticula die doppelte Dicke. Sie trägt kleine warzenförmige Erhebungen, oder, da sie hier natürlich von einem breiten Loch zum Durchtritt der Haarbündel durchbohrt ist, gleichsam kleine Kraterkegel. Die Härchen sind durch die ganze, doppelt dicke Cuticula und gewöhnlich noch etwas tiefer zu verfolgen. Zuweilen sieht man sie zwischen zwei Epithelzellen auf einem nach innen sehr verschmälerten Zellkörper endigen. Der Durchmesser der Kratermündung und damit des Haarbündels beträgt etwa 0,004—0,005 mm. Einmal fand ich ein Wärzchen und Haarbündel doppelt so breit als gewöhnlich (Fig. 3 *h'*). Offenbar lagen in dem Fall die Öffnungen für zwei Sinneszellen unmittelbar neben einander, und beide Wärzchen waren zu einem verschmolzen. Die ganze Länge der Haare maß ich zu etwa 0,006 mm.

Flemming hat in seiner zweiten Arbeit (7) eine Papillenspitze von Cardium edule mit den Sinneshärchen gezeichnet (Taf. XXVI Fig. 20). »Man kann jedes einzelne Härchen,« wie er selbst schreibt (pag. 459), »durch die klare breite Cuticula und noch zwischen die Epithelzellen hin verfolgen.« Die Zeichnung ist schon mit Hartnack VII angefertigt, die Cuticulawärzchen sind nicht vorhanden.

Herr Professor Flemming selbst hatte die Güte, auf meine Bitte einige frische Individuen von Cardium edule zu untersuchen, und er beauftragte mich mitzutheilen, dass die betreffende Zeichnung einer

anderen Körperstelle oder einem anderen Objekt entnommen sein müsse.

Sind nun auch die Härchen wegen der Cuticulawarzen ziemlich leicht aufzufinden, so bekommt man sie doch sehr selten zu Gesicht, im Vergleich mit ihrer Häufigkeit bei anderen Muscheln. Sehr vereinzelt stehen sie am Mantelrand und in größerer Anzahl nur manchmal an den Enden der Siphopapillen, wie in Fig. 3. Lässt man nun das Epithel abmaceriren, so bemerkt man gleichwohl an günstigen Objekten eine große Menge sehr zarter Sinneskölbchen mit ganz kleinen Härchen (Fig. 4 *nz*). Sie sind so schmal, dass sie einzeln gewiss nicht das breite Haarbündel, wie man es am frischen Objekt beobachtet, zu tragen vermögen. Dennoch sind sie einzeln zerstreut und sind nicht in Gruppen angeordnet, so dass die Haarbündel je von mehreren Zellen geliefert werden könnten. Erst sehr starke Vergrößerung und ein glückliches Präparat geben die Aufklärung. Außer diesen kleinen Endkörperchen, die vom allgemeinen Typus nicht abweichen, besitzt Cardium edule noch eigenthümliche Sinneszellen (Fig. 4 *gz*), welche sich am äußeren Ende außerordentlich stark verbreitern. Diese Anschwellung kann nicht durch die Reagentien, durch Quellung, hervorgebracht sein. Denn die ganze ebene Endfläche ist mit Haaren besetzt, und diese sind es offenbar, die durch die Cuticulawärzchen nach außen vorragen. Auch die Dimensionen sprechen dafür. Gleich wie am frischen Objekt maß ich auch hier die Dicke des Haarbündels und zugleich die Breite des Köpfchens zu 0,004—0,005 mm. Die Länge der Haare betrug vielfach trotz der Maceration noch 0,005 mm. Hingegen waren die Köpfchen der normalen Sinneszellen nur 0,001 bis höchstens 0,002 mm dick und eben so die Härchen 0,001—0,002 mm lang. Diese verschieden gestalteten Pinselzellen geben sich dennoch als sehr verwandte Bildungen zu erkennen. Sie schließen beide dem allgemein bekannten Verhalten dadurch sich an, dass ihr Hals, der kaum 0,001 mm Dicke hat, am inneren Ende auf der spindelförmigen, mit einem Kerne versehenen Basis aufsitzt, in welche eine feine Nervenfaser eintritt. Diese basalen Theile der Sinneszellen lagern auch hier stets unterhalb des Epithels. Die Länge der ganzen Sinneszelle misst gewöhnlich 0,03 mm, wovon 0,01 mm auf die spindelförmige Basis kommt. Ausnahmsweise maß ich 0,05 mm, wie ja auch nach Flemming bei den großen Süßwassermuscheln die Länge zwischen 0,025 und 0,07 mm schwankt (6, pag. 424). Die Härchen der vielen kleinen Köpfchen sind so kurz, dass sie die Cuticula nicht zu überragen

vermögen und also frisch nicht sichtbar sind. Dasselbe Verhalten schildert Flemming für die Siphopapillen von Mya truncata und erklärt es dadurch, dass »Mya ihren Sipho oft förmlich in Schlamm oder Sand hineinsteckt«, und daher »längere Haarspitzen diesen Insulten leicht zum Opfer fallen« könnten (6, pag. 430). Ähnliches gilt ebenfalls, worauf Flemming an der eben erwähnten Stelle aufmerksam macht (7, pag. 459), für Cardium, bei dem ja auch die Haare der breiteren Sinneskölbchen durch die doppelt dicke Cuticula großentheils geschützt sind und verhältnismäßig wenig hervorsehen. Bei Mya truncata waren die Härchen, deren Existenz Flemming allerdings vermuthet, ihm durch die Maceration verloren gegangen. Ich untersuchte die verwandte Species Mya arenaria. Auch hier findet man äußerlich keine Härchen, aber an den isolirten Zellen, die durchaus den gewöhnlichen von Cardium gleichen, sah ich sie, wenn auch nur sehr vereinzelt, erhalten (Fig. 5).

Als Macerationsmittel wandte ich bei den genannten Muscheln mit dem meisten Erfolge eine Säuremischung an, die ich Herrn Professor Möbius verdanke. Ihre Zusammensetzung ist folgende: Chromsäure 0,25 %, Osmiumsäure 0,1 %, Eisessig 0,1 % in Ostseewasser. Ich musste die Objekte einige Tage in dieser Flüssigkeit liegen lassen. Mit den einzelnen Säuren erhielt ich keine Resultate.

Eine Mischung von Ostseewasser und $^1/_2$ procentigem Kali bichromicum im Verhältnis von 1 : 4 oder 1 : 6 führte zum Ziele bei einem Asiphonaten des Kieler Hafens, bei der kleinen Montacuta bidentata. Allerdings wurden die Haare leider abmacerirt. Die sehr kleinen Endkörperchen zeigen wieder die gewöhnliche Form. Die weit vorstehenden »Sinnesborsten« am frischen Objekt löst Hartnack IX Imm. in schmale Haarbündel auf (Fig. 6).

Vor den genannten Muscheln, sogar vor allen Mollusken, die in dieser Hinsicht untersucht sind, zeichnet sich also Cardium edule dadurch aus, dass es zweierlei Pinselzellen in der Körperhaut besitzt, von denen die einen den gewöhnlichen Typus zeigen, hingegen die anderen in den breiten Endköpfchen und den zu ihnen gehörigen Cuticulawärzchen ganz neue, für andere Mollusken nicht bekannte Verhältnisse darbieten.

Außerdem hat Cardium edule noch ein drittes lokalisirtes, haaretragendes Sinnesepithel, auf welches, wie ich schon Anfangs andeutete, Meyer und Möbius in der Fauna der Kieler Bucht zuerst aufmerksam gemacht haben. Es heißt dort (16, pag. 88): »Die tiefer

stehenden Cirren haben eine konkave Endfläche, die Haare trägt.« Fig. 5 der zugehörigen Tafel giebt ein sehr deutliches Bild. Aber erst Schnitte vermögen recht klar zu zeigen, dass die Endfläche zu einem tiefen Grübchen sich einsenkt. Die Haare, die sich in der Einsenkung nicht bis zu ihrem Anfang verfolgen und also nicht genau messen lassen, schätze ich zum mindesten auf die bedeutende Länge von 0,025—0,03 mm. Die Zellen, denen die Haare aufsitzen müssen, sind nur mit großer Mühe isolirt zu erhalten. Denn einmal stehen sie in der Tiefe des Grübchens, dann aber bleiben in diesem, zumal da der obere Rand beim Kontrahiren sich etwas einwulstet und die Öffnung verengt, die Epithelzellen viel leichter haften. So bleibt es beim vorsichtigen Zerschneiden der fadendünnen Papillen in Lamellen oder beim Zerzupfen der Spitze, das ich am meisten anwendete, stets ein besonderer Zufall, wenn eine der Zellen angetroffen wird. Sie gleichen in der Form sehr den gewöhnlichen Epithelzellen (Fig. 7). Dadurch, und weil zugleich bei der gewaltsamen Methode die Haare leicht abfallen werden, ist das Auffinden noch erschwert. Da man die Zellen nicht in der ursprünglichen Lage erhält, so dürfte nach der Behandlungsweise beim Isoliren die Form allein oder die etwas kräftigeren Haare, die bei gutem Licht schon mit Hartnack VIII, sehr deutlich aber mit Hartnack IX Imm. zu sehen sind, nicht zu einer unzweifelhaften Unterscheidung von der zweiten größeren Form der Pinselzellen dienen. Jedoch ein sicheres Kennzeichen besitzen sie in einem äußerst kleinen runden Kerne, der im oberen Drittel der Zellen gelegen ist (Fig. 7 *n*). Nervenfortsätze habe ich auf diese Weise nicht erhalten. Nur einmal konnte ich eine Zelle, die noch an einem herausgezupften Gewebsstück mit dem inneren Ende befestigt war, durch Drücken auf dem Deckglase heftig hin- und herschwanken lassen, ohne dass sie sich löste. Ein feiner Streifen, der von unten bis oben etwa bis zum Kerne zu verfolgen war, kann eine zufällige Bildung sein und darf jedenfalls nicht ohne Weiteres als eintretender Nerv aufgefasst werden. Hingegen war am oberen Ende der Zellinhalt öfter deutlich parallel gestreift, so dass offenbar die Differenzirung in die Haare schon im Zellinneren ihren Anfang nimmt.

Weiteren Aufschluss über das Sinnesorgan erhält man auf Schnitten. Der Boden des Grübchens, der sich ein wenig vorzuwölben pflegt, trägt Epithelzellen von etwas verlängerter und verschmälerter Form (Fig. 8 *st*). Die Körper der Sinneszellen, die ja stets den härtenden Reagentien viel weniger Widerstand zu leisten

vermögen, sind zu einem undeutlichen Streifen zusammengeschrumpft. Sie tragen aber meistens noch ein in ziemlicher Länge (bis 0,01 mm) erhaltenes Bündel kräftiger Haare, das die Cuticula durchsetzt (Fig. 8 *s*). Auf den Schnitten wechseln die Sinneszellen und Epithelzellen regelmäßig mit einander ab. Die großen Kerne der letzteren liegen in der unteren Zellhälfte, während die sehr kleinen der ersteren, die man nur auf Hämatoxylinpräparaten und bei starker Vergrößerung wiederfindet, in einem Streifen nahe unter der Cuticula angeordnet sind. Also auch dieses Sinnesorgan ist aus gleichmäßig vertheilten »Stützzellen« (*st*) und Sinneszellen (*s*) zusammengesetzt, wie nach Béla Haller (1) die Geschmacksbecher der Mollusken (pag. 86) und die von ihm entdeckten Seitenorgane der marinen Rhipidoglossen (pag. 44), die er denen der Fische als analoge Bildungen gegenüberstellt (pag. 58). Mit diesen Seitenorganen sind die Sinnesorgane von Cardium edule noch am ehesten zu vergleichen. Auch dort sind Epithelzellen, die noch bedeutender verlängert sind, die Stütz- oder »Schallzellen« (pag. 49). Auch dort liegen die Kerne in zwei weit getrennten Reihen, von denen die obere ebenfalls den Sinneszellen angehört, allerdings, wie nicht bei Cardium edule, die größeren Kerne besitzt (pag. 47). An eine ähnliche Funktion der Organe ist aber kaum zu denken. Gewiss werden die massiven Borsten, welche die Zellen jener Seitenorgane tragen, nicht demselben Zwecke dienen können, wie die langen Bündel feiner Haare bei Cardium.

Dieselben Cirren, die mit diesen haaretragenden Sinnesorganen ausgestattet sind, besitzen kurz unterhalb der Spitze an der inneren, dem Sipho zugewandten Seite eine rundliche, vorgewölbte Fläche, welche eine zusammenhängende, halbmondförmige Schicht pigmentirter Epithelzellen trägt (Fig. 3 *a*, *u*). Hier an der Cirrenspitze sollen nun nach der alten Angabe von Will (22), die von Siebold (18) wiederholt wurde, Augen vorhanden sein, und Meyer und Möbius bezeichnen in der Fauna der Kieler Bucht (pag. 88) diese »Anschwellungen mit braunem Pigment« als »die Augen nach Will«. Neuerdings wurde aber die Existenz der Augen von zwei Seiten angefochten.

Sharp (20), der alle pigmentirten Epithelzellen bei den Acephalen ohne Weiteres als Schorgane beschreibt, hat bei Cardium edule, das er unter mehreren Species ausdrücklich mit anführt, überhaupt keine Pigmentzellen auffinden können (pag. 462), die doch an den Cirren niemals fehlen und an der Siphowand ebenfalls, wie ich im

letzten Abschnitt noch ausführen werde, keineswegs selten sind. Allerdings hat er nur Spirituspräparate zur Verfügung gehabt. Aber auch bei solchen, die viele Monate in starkem Alkohol aufbewahrt waren, fand ich die Farbe unverändert.

Der zweite Einwurf rührt von CARRIÈRE (3) her. Dieser aber erwähnt überhaupt mit keinem Worte die auffallenden Pigmentflecke, obwohl er selbst in seinem Buch über die Sehorgane der Thiere bei anderen Lamellibranchiaten, bei Arca und Pectunculus, »fächerförmige Augen« beschreibt, die im Wesentlichen nur aus verlängerten, pigmentirten Epithelzellen bestehen (3, pag. 38). Ich muss daher vermuthen, dass er gerade Cardium edule, auf welche Species sich doch WILL's Angaben beziehen, nicht untersucht hat und dass er die Stelle in der Fauna der Kieler Bucht nicht gekannt hat, nach der der Pigmentfleck dem vermuthlichen Auge angehören soll. Ich hoffe befriedigend zu zeigen, dass in der That der Pigmentfleck ein Sehorgan ist.

CARRIÈRE wendet sich in so fern mit Recht gegen WILL, als dieser von einem einstülpbaren Auge und von einem glänzenden Tapetum redet (3, pag. 37). Er fand bei Cardium echinatum und einigen anderen Species an der Cirrenspitze »metallisch glänzende Punkte, während die einstülpbare Spitze mit röthlicher Masse erfüllt« war. Er konnte nachweisen, dass dieser Glanz, der von WILL dem Auge zugeschrieben wurde, von einer beträchtlichen Anzahl länglicher Zellen ausgeht, die »bei durchfallendem Licht theils gelblich, theils violett gefärbt sind«, und dass die violetten »vermuthlich der Spitze das röthliche Aussehen« geben. Über die Natur der Zellen bleibt CARRIÈRE aber im Zweifel, er vermochte nur festzustellen, dass es keine Augen sind.

Die glänzenden Zellen sind in Wirklichkeit besonders modificirte FLEMMING'sche Schleimzellen. Ich komme später darauf zurück. Dass auch die die Cirrenspitze erfüllenden violetten Zellen metallisch glänzen, ist nicht richtig. Sie gehören bei Cardium edule einer Ganglienmasse an, und diese hat eben zum Theil die Pigmentzellen zu innerviren.

Der kräftige Nerv, der schon mit Ganglienzellen gemischt, in die Cirren eintritt (Fig. 10 *cn*), breitet sich in der Spitze mächtig aus und bildet verschiedene Ganglienkomplexe, die hier fast alles übrige Gewebe verdrängen. Der Nerv, welcher sonst gerade die Mittelachse der Cirre darstellt, nähert sich oben etwas der äußeren, dem Sipho abgewandten Seite. Zum Theil wendet er sich dann

aber der inneren Seite zu und geht in ein Ganglion über, das unter der den Pigmentfleck tragenden Wölbung gelegen ist (Fig. 10 *ag*, Fig. 8 *ag*). Er besteht aus großen blassen Zellen. Zu ihnen gehörten offenbar die großen multipolaren Ganglienzellen, die mir beim Zerzupfen der Isolationspräparate zuweilen auffielen. Über oder zu den Seiten eines eigenthümlichen faserigen Gewebes (Fig. 8 *fs*), von dem noch später die Rede sein wird, sendet das Ganglion Arme zu den Pigmentzellen hin und dehnt sich oft in breiter Masse vor ihnen aus. Ich zweifle nicht, dass von ihm aus feine Nervenfasern zu den Pigmentzellen ausgehen. Allerdings sind auf den Schnitten diese zartesten Verhältnisse nicht erhalten. Man findet nur vielfach noch, dass ganz kurze Fäden von den Zellen aus nach innen vorspringen und die strukturlose Membran (s. u.) durchsetzen, welche das Epithel vom sonstigen Gewebe abgrenzt und hier, wohl zur Stütze der Wölbung, besonders dick ist. Ähnliches habe ich bei gewöhnlichen Epithelzellen niemals beobachtet. Vielleicht sind diese feinen Ausläufer Reste von Nervenfasern. Eine solche an sich wohl gewagt erscheinende Auffassung wird aber wesentlich unterstützt durch das Verhalten der Pigmentzellen bei der Maceration des Epithels. Es fällt stets auf, dass sie viel fester haften, als alle übrigen Epithelzellen. Oft sind auf der ganzen, von allen anderen Zellen entblößten Papille nur diese Pigmentzellen noch sitzen geblieben und durch noch so heftiges Klopfen nicht zu entfernen, was durch einen Zusammenhang mit Nervenfasern sofort verständlich wird. Mehrmals sah ich auch einzelne der Zellen, die von dem Komplexe sich losgelöst hatten, an einem etwas herausgezerrten sehr zarten Faden, der aber noch im Gewebe befestigt war, hin- und herflottiren. Den Eintritt dieses Fadens, der Nervenfaser, in die isolirten Zellen zu beobachten, wird durch das Pigment unmöglich gemacht. Durch Goldfärbung erhält man sehr unklare Bilder, da gleich der Nervenmasse auch das ihr eng anliegende faserige Gewebe, dessen ich erst vorläufig Erwähnung that, besonders stark sich färbt.

Die Pigmentzellen sind außer durch das Pigment nur durch eine etwas längere Form von den übrigen Epithelzellen unterschieden. Die Pigmentkörner sind von brauner Farbe, wie ja stets die als einfachste Sehorgane angesprochenen Pigmentflecke roth oder braun sind. Sie lagern in der oberen Zellhälfte über dem Kern und weiter unterhalb nur in der Peripherie. Dieselbe Anordnung beschreibt Sharp für die Pigmentzellen vieler Lamellibranchiaten (18, pag. 469). Dass das Pigment gleichsam als Mantel den Zellkörper umhüllt, giebt

Carrière für die Augen von Arca und Pectunculus an. Nach ihm sind bei Arca Noae, gleich wie bei Cardium edule, die Augenzellen halbkugelig gestellt. Aber bei Arca Noae wird vor jeder Zelle vom Cuticularsaum eine nach außen und nach innen konvexe Linse gebildet. Bei Pectunculus glycimeris sind die einzelnen Zellen nur nach außen vorgewölbt. Carrière sieht in diesen beiden Fällen ein schönes Beispiel dafür, wie sich normale Epithelzellen zu Sinneszellen mehr und mehr umgestalten (l. c. pag. 39). Durch eine dritte und unterste Stufe, die sich bei Cardium edule, also ebenfalls einem Lamellibranchiaten, findet, wird diese Reihe vervollständigt. Hier ist die Cuticula vor den einzelnen Zellen nicht verdickt und nicht einmal vorgewölbt. Die einzige Formveränderung gegenüber dem gewöhnlichen Epithel besteht in der geringen Verlängerung der Zellen und der halbkugeligen Vorwölbung des ganzen Organs.

Noch habe ich den Cirrennerv, nachdem er theils zum Augenganglion abgebogen ist, weiter zu verfolgen. Er dehnt sich aus zu einer stark gangliösen Masse, die scheinbar nur kleine spindelförmige Ganglienzellen besitzt. Diese strahlt aus gegen das specifische Sinnesorgan in der Grube und breitet sich rings um diese in den Wandungen aus, die hier besonders reichlich mit den zweierlei Pinselzellen ausgestattet sind. Sie liegt dem Augenganglion dicht an und füllt oberhalb dieses fast die ganze Cirrenspitze aus. Die letzten Ausläufer gehen bis ans Epithel und jedenfalls zwischen dieses in die Sinneszellen über. Dass von ihnen aus zarte Fäden in die langhaarigen Zellen in dem Grübchen eintreten, ist ziemlich sicher zu erkennen. Diese bleiben ja auch theilweise erhalten, während die Pinselzellen auf Schnitten zur Unsichtbarkeit zusammengeschrumpft sind. Der Vergleich mit den Helixfühlern liegt nahe. Auch dort schwillt der Nerv in dem verdickten Fühlerende mächtig an und bildet, zwar nur an der Peripherie, ein »Ganglienstratum«, das nur aus spindelförmigen Zellen zusammengesetzt ist. Er ist für die zahlreichen haarlosen Sinneskölbchen bestimmt, denen Flemming Geruchsempfindung zuschreibt (7, pag. 443, Taf. XXV Fig. 1). Dass bei Cardium edule die vielen Siphocirren je einen so kräftigen sensiblen Nerven verlangen, erklärt wohl zur Genüge die Existenz der accessorischen Ganglien an den fünf Siphonerven.

An den sonstigen Körperstellen suchte ich nach den von Flemming empfohlenen Methoden der Goldfärbung nach Cohnheim und der langen Nachdunklung von Osmiumpräparaten (7, pag. 454 und 457) die sensiblen Nervenendigungen nachzuweisen. Ich habe keine

Präparate bekommen, die durch die ganze Siphowand eine gut gelungene Goldfärbung zeigten, wahrscheinlich da die Reduktion im Sonnenlicht zu ungleichmäßig vor sich geht. Stellenweise erhielt ich aber doch ein ähnliches Bild, wie es Flemming von Mytilus edulis mittheilt (7, pag. 455, Taf. XXVI Fig. 15). Vom Hauptnerven gehen unter einander anastomosirende Zweige ab, deren letzte Ausläufer bis ans Epithel reichen. Anders ist die Anordnung in den Cirren. Hier strahlen von der mittleren Nervenachse zahlreiche feine Fäden radial nach außen. Man erkennt dies schon an Schnitten (Fig. 9), besser noch zeigen es schwach gefärbte Papillen, deren übriges Gewebe durch die Säurebehandlung möglichst durchsichtig geworden ist und die man unzertheilt in Glycerin eingelegt hat. Auch bei Cardium führen die feinsten Nerven in ihrem Verlauf Ganglienzellen. Flemming giebt nach seinen Beobachtungen bei Mytilus an, dass die peripheren Nerven und Ganglienzellen der Acephalen nach genügend langer Nachdunkelung auf Osmiumpräparaten durch eine »zierliche, starke Granulirung« leicht kenntlich sind (7, pag. 458, Taf. XXVI Fig. 17 und 18; 10, pag. 846). Diese Angabe trifft für Cardium edule nicht mehr zu. Auf Präparaten, die zwei bis drei Tage in 2 %iger Osmiumsäure gelegen hatten und dann viele Monate in Alkohol aufbewahrt blieben, ist die Nervensubstanz in ihrer Anhäufung an der Cirrenspitze wie in den einzelnen Endigungen äußerst feinkörnig und sticht durch eine mehr graue Färbung von dem übrigen braun gewordenen Gewebe ab. Ohne Zweifel wird man nach Flemming's Vorgang annehmen müssen, dass diese peripheren, bis ans Epithel zu verfolgenden Nervenendigungen zu den Pinselzellen führen.

Der anatomischen Beschreibung der Sinnesepithelien muss ich noch einiges Physiologische, besonders über das Auge, hinzufügen. Einem so einfach gebauten Gebilde, wie der Wölbung mit den Pigmentzellen, wenn auch der Zusammenhang mit dem Ganglion als höchst wahrscheinlich gelten darf, Lichtempfindung zuzuschreiben, scheint erst gerechtfertigt, wenn durch physiologische Versuche sich nachweisen lässt, dass etwa dort, wo die Pigmentflecke sich befinden, Sehorgane vorhanden sein müssen. Anfangs bemühte ich mich, durch theilweises Verdunkeln der Schale, in der ich die lebenden Muscheln hielt, festzustellen, ob vielleicht Cardium edule dem Licht oder Schatten zuwandere. Es geschah keines von beiden, und das lässt sich erklären, da das Thier in der Natur auf flachem Boden einer gleichmäßigen Beleuchtung ausgesetzt ist. Wenn es Sehorgane

besitzen sollte, so konnte man denken, dass es gegen plötzliche grelle Beleuchtung durch direktes Sonnenlicht sich empfindlich zeigte. Auch das konnte ich nicht bemerken. Doch aber ist Cardium edule mit dem geringsten Sehvermögen, der Unterscheidung von Licht und Schatten, begabt, wenn auch diese Begabung gewissermaßen eine einseitige zu nennen ist. Denn nur bei plötzlichem Überschatten scheint es einen Reiz zu spüren, es zieht sofort die Siphonen ein, als ob eine Gefahr ihm drohe, gerade wie bei der Berührung durch einen fremden Gegenstand. Dieselbe Beobachtung hat nach einer kurzen Mittheilung SHARP (21) an Solen vagina und Solen ensis gemacht, bei denen er auch an den Siphopapillen zahlreiche Linien und Grübchen gefunden hat, die verlängerte, Pigment führende Epithelzellen tragen. Schon dieses niedrig entwickelte Sehorgan hält SHARP, und wie mir scheint mit vollem Recht, für sehr dienlich im Kampf ums Dasein, da, wie er sagt, die Siphonen wahrscheinlich oft durch Fische abgebissen würden, wenn nicht diese durch ihren eigenen Schatten vorher warnten. Doch dies kann nur ein Beispiel unter vielen sein. Man kann allgemeiner sagen, dass jedes feindliche Thier, das über den Boden hinschwimmt oder -kriecht, und sei es nur in so fern feindlich, als es Sand oder sonstige Stoffe in die Siphoöffnungen hineinschütten könnte, seinen Schatten über die augentragenden Cirren wirft und die Muschel veranlasst, sofort in den Sand und die schützende Schale sich zurückzuziehen. So ist als Schutzmittel gegen Feinde, so weit es durch den Gesichtssinn geboten werden kann, dies einfache Organ für unser stets im Sande vergrabenes Thier sicherlich ausreichend. Zugleich besitzt das Sehorgan eine äußerst günstige Lage. Es befindet sich, wie ich es beschrieb, an den Spitzen der Cirren und zwar an der der Siphoöffnung zugewandten Seite. Steckt nun Cardium in seiner gewöhnlichen Lage im Sande, so dass das hintere Ende emporgerichtet ist, so ragen die ausgedehnten Siphonen nur ein wenig hervor, und die Cirren sind ringsum fast horizontal gestreckt (16, pag. 88, Taf. Cardium edule Fig. 2). Die vielen Augen umspannen dann ein möglichst großes Gebiet und sind nach oben gekehrt, woher in solcher Lage der Muschel die Lichtstrahlen auf sie fallen. Neigen sich die Cirren zusammen, so wenden sich die Augen nach innen oder gar nach unten und sind noch vor dem Schließen der Schale vor jedem direkten Angriff geschützt. Wie es für eine erhaltungsmäßige Brauchbarkeit des Sehorgans schon die Überlegung fordert, wird auch durch einen sehr schwachen Schatten ein Reiz ausgeübt.

Bei bewölktem Himmel, ja, gegen Abend in der Dämmerung, genügt ein Hinüberfahren mit der Hand, um das Einziehen der Siphonen zu bewirken. Die Empfindlichkeit ist allerdings bei den Thieren in der Gefangenschaft sehr verschieden. Manche krümmen nur schwach die Cirren, welche ja die Augen tragen, während andere fast momentan die ganzen Siphonen kontrahiren. Gewöhnlich reagiren sie nur wenige Male nach einander, um erst, nachdem man ihnen Ruhe gelassen hat, von Neuem sich empfindlich zu zeigen. Einmal beobachtete ich aber, dass dasselbe Thier mit Pausen von je 10 Sekunden über zwanzigmal Kontraktionen machte, die zum Schluss immer schwächer wurden. Stets waren dieselben Thiere, die am leichtesten gegen das Überschatten reagirten, auch gegen leise Erschütterungen des Gefäßes bei Weitem am empfindlichsten. Sie befanden sich jedenfalls in der Gefangenschaft wohler, in mehr normalem Zustand als die übrigen.

Durch derartige Erschütterungen war Cardium edule entschieden leichter zum Kontrahiren zu reizen als Mya arenaria. Der Reiz theilt sich, wenn die Muscheln geöffnet im Sande stecken, doch gewiss am ersten den Mantelrändern mit. Diese sind aber bei Mya größtentheils verwachsen und mit der dicken Epicuticula überdeckt, während aus dem zarten, freien Mantelrand von Cardium edule noch hie und da die freien Härchen der breitköpfigen Pinselzellen vorragen.

Dass im Allgemeinen die Pinselzellen gegen mechanische Reize empfindlich sind, ist ja unzweifelhaft. Dass aber damit ihr Gebiet nicht umgrenzt sei, sucht Simroth nachzuweisen (19). Da die Zellen und Härchen bei der Behandlung mit chemischen Reagentien besonders stark angegriffen werden, möchte er sie als »Überträger chemischer Reize« ansehen, ohne dass die specifischen Empfindungen des Geruchs und Geschmacks schon getrennt vorhanden seien. Er erklärt sie sogar wegen ihrer zarten Konstitution als »außerordentlich untauglich zur Vermittelung noch gröberer, mechanischer Einwirkung« (pag. 333). Als Sitz eines Gefühls, »ohne ein Tastwerkzeug vorzustellen«, als Sitz eines Allgemeingefühls fasst er doch aber die Pinselzellen auf.

Diese Ansichten, die er zunächst nur für die Schnecken ausspricht, dehnt er weiterhin auch auf die Muscheln aus (pag. 336). Auch hier möchte er den Sinneszellen »eine mehr chemische Thätigkeit übertragen, wie sie sich denn gewiss als sehr nöthige Wächter zur Prüfung des einströmenden Wassers als des eigenthümlichen Lebenselementes durch ihre Lage legitimiren«. Ich kann nur hinzufügen,

dass ich allerdings eine große Reizbarkeit gegen chemische Einflüsse beobachten konnte. Ich spritzte mit einer Pipette sehr stark verdünnte Säuren unter Wasser, wobei also die Verdünnung noch weiter ging, von oben oder seitlich gegen die Siphonen. Sofort geschah eine heftige Kontraktion sowohl bei Cardium edule, als auch bei Mya arenaria, die doch nur die eine, gewöhnliche Form der Sinneszellen besitzt.

In wie fern etwa das Empfindungsvermögen in jener selteneren Form der Pinselzellen anders ausgebildet sein mag oder in welcher Richtung es in dem langhaarigen Sinnesorgan specialisirt ist, kann ich nicht vermuthen. Letzteres besitzt jedenfalls in seiner Stellung an der Spitze der nach allen Richtungen weit ausgestreckten Cirren einen vorzüglichen Wächterposten gegen alle solche feindlichen Einflüsse, die es zu vermitteln vermag.

Cardium edule hat also vier verschiedene Sinnesepithelien, zwei lokalisirte und zwei über die Körperfläche ausgebreitete. Es besitzt erstens das pigmentirte, lichtempfindliche Sinnesepithel an der Wölbung unterhalb der Cirrenspitzen, zweitens das aus Stützzellen und den äußerst langhaarigen Sinneszellen zusammengesetzte Organ, welches in einer Einsenkung der Cirrenspitze gelegen ist; es besitzt drittens die normalen Pinselzellen mit den sehr kurzen Härchen und schließlich die breitköpfigen Pinselzellen mit den längeren Härchen, welche durch die Cuticulawärzchen vorragen. Entsprechender Weise ist das Nervensystem sehr komplicirt, so dass ohne Zweifel Cardium edule eine sehr hoch organisirte Muschel zu nennen ist.

Einiges über den Bau des Mantels und der Siphonen.

Für den makroskopischen Bau des Mantels und der Siphonen verweise ich auf die Fauna der Kieler Bucht (16). Ich mache nur noch darauf aufmerksam, dass die starke Gliederung, die der Mantelrand auf Schnitten an der der Schale zugewandten Seite zeigt, gerade wie die Fältelung auf den Seiten der Siphowandungen, erst durch die Kontraktion und das Verdrängen der Schwellflüssigkeit aus dem hier sehr lockeren Gewebe entsteht. Konstant sind die beiden Lappen, zwischen denen die Epicuticula ihren Ursprung nimmt. Sie verlaufen natürlich auch entlang der Basis der Siphonen, hier aber hebt sich von der Siphowand zunächst ein größerer Lappen ab (Fig. 10 *lp*), der erst am äußeren Ende in die beiden

secernirenden Hälften sich theilt, so dass er wie eine oben wieder eingestülpte Hautduplikatur erscheint. Aber auch die erst durch die Kontraktion entstehenden Lappen oder Falten sind in geschwelltem Zustand nicht völlig ausgeglättet, sondern als leichte Runzeln wiederzufinden, die am Mantelrand parallel seiner Längsrichtung von vorn nach hinten, an den Siphonen rings um die Wandungen verlaufen.

Von dem Epithel des Mantels und der Siphonen ist nur an der inneren Fläche des Mantelrandes eine bestimmte, mäßig breite Zone mit Flimmern bedeckt, in welcher auch gerade zahlreiche Schleimdrüsen ausmünden. Das Flimmerepithel dient hier jedenfalls hauptsächlich zur Entfernung des Drüsensekrets, mag es auch zugleich zur Unterhaltung der Wasserströmung im Mantelraum beitragen. Diese Beziehung der Flimmer zu den Drüsen ist, wie ich nebenbei erwähnen will, auch am Fuß zu beobachten. Der Fuß ist überall äußerst reich an Schleimdrüsen und die ganze Fußoberfläche trägt Flimmer. Das Epithel zeigt die bei den Mollusken von Boll (2, pag. 43) zuerst beschriebene »besenförmige Ausfaserung« oder die sogenannten Protoplasmafortsätze. Die Zellen sind bald cylinderförmig, bald nach innen scharf zugespitzt. Die cylinderförmigen findet man an wenig gerundeten Flächen und in den Thälern zwischen zwei Fältchen oder Runzeln, wo manchmal die innere Seite breiter ist als die äußere. Auf den stark gekrümmten Faltenrücken, besonders der kleinen Fältchen der Siphoinnenseite, stehen erklärlicherweise nur die scharf zugespitzten Zellen. Bemerkliche Größenunterschiede trifft man an den bei der Bildung der Epicuticula betheiligten Zellen. An dem inneren der beiden die Epicuticula secernirenden Mantellappen scheinen mir die Zellen, denen diese sich eng anschließt, stets kleiner zu sein als die normalen Epithelzellen und sind jedenfalls an der innersten konkaven Fläche, die um das erste Fältchen des äußeren Lappens sich herumwölbt, sehr platt, viel breiter als hoch. Die Zellen des äußeren Lappens »besitzen eine auffallend schmale und verlängerte Form mit entsprechend länglichem Kern«. Sie bedingen nach Ehrenbaum (5, pag. 40) das Dickenwachsthum der Epicuticula der Schale. Ihr Gebiet erstreckt sich an der Außenseite des Mantels und der Siphonen noch ziemlich weit jenseits des äußeren Lappens (Fig. 10 *lc*), und hier führen sie zum Theil ein hellbraunes körniges Pigment, das als zarter brauner Streifen schon mit freiem Auge zu erkennen ist.

Außer diesem wenig auffälligen Pigment bemerkt man leicht am oberen Ende beider Siphonen dunkle braune Flecke, die als charak-

teristisch für das äußere Ansehen unserer Muschel in der Fauna der Kieler Bucht (15, pag. 88) kurz erwähnt und in der Abbildung wiedergegeben sind. Besonders häufig sind sie unterhalb der Basis des den Eingangssipho krönenden Papillenkreises, wie an dem geschlossenen, nicht in Papillen ausgehenden Rande des oberen Sipho. Das Pigment liegt zum größten Theil im Inneren und schimmert durch das zarte Gewebe durch. Aber schon die direkte Betrachtung eines Stückes vom Sipho unter dem Mikroskop giebt zu erkennen, dass jeder farbigen Masse, die unregelmäßig zusammengeballt oder lappig verzweigt erscheint, an irgend einer Stelle eine größere oder kleinere Gruppe gleich gefärbter Epithelzellen vorgelagert ist. Langsames Drehen der Stellschraube macht es deutlich, dass die Epithelzellen sich an einem Punkte einsenken und dass hier ein Zusammenhang des inneren und äußeren, stets körnigen, Pigmentes vorhanden ist. Auf Schnitten findet man fast immer einzelne oder mehrere traubig zusammengeballte rundliche Figuren, deren Wandungen von einer Lage ziemlich großer, ausnahmslos mit braunen Pigmentkörnern angefüllten Zellen gebildet werden (Fig. 10 und 11 *d*). Letztere sind der Form nach nur mit Epithelzellen zu vergleichen und besitzen denselben großen Kern wie diese, der zwar meist durch das Pigment verdeckt wird, aber auf stark gefärbten Hämatoxylinpräparaten gewöhnlich klar hervortritt. Die Zellen sind im Verhältnis so groß, dass nur kleine Hohlräume im Inneren frei bleiben. Wo auf Schnitten die Zellwände nicht deutlich sind, sind doch durch die getrennten Pigmenthäufchen die einzelnen Zellen gekennzeichnet.

Sehr oft führen einige Epithelzellen, die in der Nähe liegen, das gleiche Pigment. Auf Serienschnitten kann man dann verfolgen, wie diese äußeren und die inneren Farbzellen sich mehr und mehr entgegenkommen, und falls die Serie lückenlos ist, findet man schließlich stets den direkten Übergang (Fig. 11 *dg*). Ein von der Außenfläche sich einsenkender, mit Epithelzellen ausgekleideter, schmaler Gang findet seine unmittelbare Fortsetzung in einem der Hohlräume, die Epithelzellen gehen über in die ihnen so ähnlichen inneren Pigmentzellen.

Auf Schnittserien ergiebt sich ferner mit ziemlicher Sicherheit, dass jede der farbigen Massen einem einzigen vielfach zertheilten, von Farbzellen gebildeten Schlauche entspricht, der an einer Stelle einen Ausführungsgang, wie eben beschrieben, besitzt. Er scheint durch eine zarte Membran abgegrenzt zu sein, die dann wohl als eine Einsenkung der noch später zu erwähnenden strukturlosen Mem-

braun aufzufassen ist. Wenigstens sieht man die gefärbten Querschnitte mit einer feinen Linie umzogen und dadurch streng vom übrigen Gewebe geschieden.

Nach diesen Befunden darf man wohl nicht zweifeln, dass hier Einstülpungen des Epithels, also doch wahrscheinlich echte Drüsen vorliegen. Diesen Nachweis glaubte ich so ausführlich liefern zu müssen, da ähnliche Vorkommnisse und an ähnlichen Stellen bei den Acephalen bisher nicht beschrieben sind. Diese Drüsen, wie ich sie also nenne, sind sehr tief ins Gewebe eingelagert und erstrecken sich oft fast durch die ganze Dicke der Siphowand. Auf Schnitten durch den oberen Rand des Ausgangssipho machen ihre Querschnitte manchmal fast die Hälfte des ganzen Gewebes aus. Sie münden gewöhnlich zwischen zwei Falten, selten nur auf einen Faltenrücken, und die Mündungen befinden sich in der Mehrzahl auf der Außenseite der Siphonen. Die Anzahl dieser Organe ist bei den einzelnen Individuen sehr wechselnd. Über ihre besondere Funktion weiß ich nichts anzugeben. Dass sie der Sekretion in der That dienen, wird dadurch wohl nur um ein Geringes wahrscheinlicher, dass an der oberen Hälfte der Siphonen sonstige Drüsen nicht vorhanden sind. Die Schleimdrüsen, die man vielleicht vermisst, werden sie doch schwerlich ersetzen, da sie von ihnen an Bau und Zellinhalt gänzlich abweichen. Dieser besteht so vorwiegend aus den braunen Pigmentkörnern, dass eine plasmatische Grundmasse nur selten sichtbar wird. Einige Male fand ich auf Schnitten in den inneren Höhlungen ungeformte Massen, vielleicht Sekretionsprodukte, die gleich dem Inhalt der Schleimzellen auf Hämatoxylinpräparaten besonders stark sich gefärbt hatten.

Es mögen hier gleich noch zwei andere Drüsenformen kurz erwähnt werden. Flaschenförmige Schleimdrüsen, wie sie Flemming (7, pag. 456) bei Mytilus erwähnt, finden sich in großer Form überall zerstreut am Mantelrand, in einer bestimmten Zone aber unter dem Flimmerepithel (s. oben pag. 184) in dichtgedrängter Masse. Auch hier zeigen sie, wie bei Mytilus edulis, die charakteristische Färbung auf Hämatoxylinpräparaten. Nur auf solchen habe ich sie untersucht, wo allein ihr Inhalt und die Kerne stark blau sich gefärbt hatten, alles übrige Gewebe aber sehr blass geblieben war. In der erwähnten Zone stehen sie nicht nur dicht bei einander, bilden eine zusammenhängende Schicht, sondern diese Schicht ist auch nach der Tiefe des Gewebes hin von erheblicher Dicke. Auf Schnitten sieht man unter dem Epithel eine breite Lage ihrer rundlichen Querschnitte

(Fig. 12 *sd*). Oft sind sie durch Muskelmassen in zwei Gruppen geschieden. Dann senden zwischen diesen in einer besonderen Region die unteren Drüsen zarte Kanäle nach außen oder zur Kommunikation mit den äußeren (*c*). Unter den Ausführungsgängen der letzteren kann man, da sie so sehr zahlreich sind, viele in ihrem ganzen Verlauf sehr schön verfolgen. Zwischen den Epithelzellen wird ihr Durchmesser fast stets größer, möglicherweise gehen sie in Becherzellen (*b*) über, wie es auch Flemming Anfangs annahm. Das Sekret ist auf den Präparaten zum Theil aus der Mündung herausgedrängt (*s*), es hat sich zwischen dem Flimmerepithel trotz Härtens und Schneidens noch in Zusammenhang mit der Masse im Ausführungsgang halten können. Ein großer Kern liegt inmitten einzelner blasiger Querschnitte, die nur um diesen Kern und am Rande etwas blau gefärbte Masse besitzen. Man könnte sie für gewöhnliche Schleimzellen halten, die, obwohl sonst ungefärbt, nur, da sie zwischen den das Hämatoxylin stark anziehenden Drüsen liegen, an der Färbung Theil genommen hätten. Manche liegen aber der Hauptdrüsenmasse außen an, oder sind sogar ziemlich abgetrennt. Also mussten doch alle nächstliegenden Schleimzellen des ringsum befindlichen Schwellnetzes ebenfalls mit gefärbt sein. Zugleich scheinen sie mir für gewöhnliche Schleimzellen zu groß. Sind sie Querschnitte ausgeleerter Drüsen, so müssen wohl diese einzellig sein. Allerdings sind nach Flemming die ihm bekannten Schleimdrüsen der Acephalen mehrzellig (8, pag. 26 Anmerk.; 10, pag. 847), obwohl er sie Anfangs als einzellig nahm und als modificirte Schleimzellen auffasste.

Eine dritte Drüsenart, die wieder ein seltsames, bisher nicht bekanntes Verhalten darbietet, mag kurz angeführt werden als ein neuer Beweis entweder für die hohe Organisation von Cardium edule oder wohl richtiger für die noch sehr lückenhafte Kenntnis der Molluskenhistologie. Auch diese Drüsen werden durch Hämatoxylin stark gefärbt. Sie liegen am Mantelrand und an den Siphonen an der Außenseite, aber nur in der von der jungen Epicuticula oder der Schale überdeckten Zone, welche durch jene die Epicuticula absondernden Mantellappen von dem freien Mantelrand oder den vorragenden Siphonen getrennt wird. Sie bilden keine zusammenhängenden Schichten, sind aber stellenweise doch sehr reichlich vorhanden. Ihre Ausführungsgänge (Fig. 13 *gg*) sind zarte Schläuche, von denen stets mehrere an einander liegen und um einander sich winden, und mehrere zugleich durch das Epithel nach außen münden. Der Durchmesser eines einzelnen Schlauches beträgt nur 0,002 mm.

Vor der Mündung findet sich oft ein kleiner flacher Kegel angebackener, dunkelblau gefärbter Masse, wohl Sekretionsmasse (*s*). Nach innen endigen die Schläuche auf einem feinmaschigen Netz, das ganz den Eindruck von einem durchschnittenen Knäuel dieser Schläuche macht (*ds*). So viel war auf Schnitten zu beobachten. Näher habe ich mich mit den verschiedenen Drüsen nicht beschäftigen können. Ich verweise zu ihrer Beurtheilung auf die Abbildungen.

Unmittelbar unter dem Epithel findet sich überall eine hyaline Schicht. Am leichtesten überzeugt man sich davon durch Abmaceriren des Epithels. Äußerst zart ist sie meistens am Mantelrand und an der Außenseite der Siphonen bis zu den die Epicuticula secernirenden Lappen. Vielfach jenseits derselben unter der jungen Epicuticula und der Schale und an der ganzen Innenseite der Siphowandungen verdickt sie sich beträchtlich, in geringerem Maße auch in den Cirrenspitzen um die Ganglienmasse und unter den Augenzellen. Auf dem Rücken der kleinen Fältchen der Siphoinnenseite pflegt sie am dicksten zu sein, hier maß ich auf Schnitten durch das gefärbte Gewebe stets noch 0,005—0,006 mm. Sie verschmälert sich auf beiden Abhängen der Fältchen, so dass sie in den Thälern, die ja auch bei der Kontraktion die stärkste Krümmung zu erdulden haben, ihre geringste Mächtigkeit besitzt. Solche Schichten hat bei den Acephalen zuerst Kollmann (15, pag. 587) genauer untersucht. In dem Widerstand gegen Essigsäure und dem Mangel irgend einer faserigen Beschaffenheit sieht er Gründe, sie in der That als hyalin und als strukturlose Membranen auffassen zu müssen. Ihr Verhalten gegen Färbungen scheint mir diese Auffassung zu unterstützen. Die Membran wird durch Osmiumsäure, auch an gehärteten Objekten durch Hämatoxylin, sehr dunkel gefärbt und wird dadurch, wo sie schon sehr zart ist, auf Schnitten erst recht deutlich gemacht. Wo sie aber besonders mächtig ist, nimmt sie nur an der äußeren dem Epithel zugekehrten Seite und in einer viel feineren Schicht auch an der inneren an das lockere Gewebe anstoßenden Fläche die dunkle Färbung an, die dann zwischen den dunklen Schichten nach der breiteren mittleren Region hin sehr bald blässer wird. Eine solche Vertheilung der Farbe ist für eine dicke hyaline, ziemlich feste Schicht, für eine strukturlose Membran nicht auffallend. Denn diese ist doch gewiss schwer durchdringlich und wird daher selbstverständlich auf den äußeren Flächen am kräftigsten sich färben, die ja allein mit der färbenden Flüssigkeit in unmittelbare Berührung kommen. Kollmann nimmt an, dass die hyaline Schicht durch Verdichtung

und Verhärtung aus der übrigen Bindesubstanz, seinem »Gallertgewebe« entsteht, da er das Netzwerk des Gallertgewebes nach der Schicht hin feinmaschiger werden und die »Gallertbalken« direkt in sie übergehen sah. Dass allerdings die Gallertbalken, oder, wie Flemming annimmt (s. u.), die kollabirten »Gefäßschläuche« in der Nähe der Membran ein dichteres Netz bilden als sonst und dass sie an diese unmittelbar anstoßen, ohne dass man eine trennende Linie wahrzunehmen vermag, ist auch bei Cardium edule sehr schön zu beobachten. Da Kollmann keine Abbildung beigefügt hat und in dem Bilde, das Flemming von dieser Schicht in der Darmwand von Anodonta giebt (10, Taf. XLIX Fig. 6), auf die Abgrenzung gegen die Bindesubstanz kein Werth gelegt ist, so habe ich hier eine Stelle aus der Siphoinnenseite gezeichnet (Fig. 14). Auf ziemlich dicken und etwas schräg gefallenen Schnitten sah ich die innere Fläche der Membran mit parallelen, oft zackigen Riefen besetzt.

Dass eine solche Membran von besonderer Wichtigkeit als Ansatzfläche für die Muskeln ist, scheint wohl selbstverständlich und ist bei Cardium edule leicht nachzuweisen. Ich werde darauf zurückkommen bei der Besprechung der Muskulatur, zu der ich jetzt übergehe, um erst nachher wieder Einiges über die Bindesubstanz mitzutheilen.

Bei der Beschreibung der Muskulatur der Siphonen sind sämmtliche auf Lage und Richtung bezüglichen Ausdrücke für die häufigste Stellung der Siphonen am lebenden Thier gebraucht. Man wolle sich erinnern, dass, wenn die Muschel, im Sande vergraben, mit dem Hinterende nach oben gekehrt ist, die Siphonen kleine vertikal gerichtete Cylinder darstellen, die unten festgewachsen sind und mit der freien papillentragenden Hälfte nach oben ragen.

An der Innen- und Außenseite der Siphonen findet man zunächst unter dem Epithel eine dünne Schicht feiner Ringmuskeln (Fig. 10 *srm*). Auch in ihrer Anordnung wie in der Formverschiedenheit der Epithelzellen und der wechselnden Dicke der strukturlosen Membran an den Falten giebt sich wieder die leichte Runzelung der Siphonen auch in geschwelltem Zustand zu erkennen, und zeigt sich, dass das Wachsthum durch die häufigen Kontraktionen modificirt ist. Denn auf Vertikalschnitten sind ihre Querschnitte so geordnet, dass der mit der Hauptrichtung der Siphowand parallele, in kontrahirtem Zustand natürlich geschlängelte Streifen in den Falten sich stark verdickt. Diese Ringmuskeln bilden also zusammenhängende Schichten, genauer Cylinder, mit in einem Fall nach außen,

im andern nach innen in die Falten vorspringenden Leisten. Gleich unter ihnen liegt beiderseits eine ebenfalls sehr dünne Schicht zarter Längsmuskeln (Fig. 10 *slm*). Obwohl beide Schichten sich dem Epithel anschließen, und besonders eng an der Siphoinnenseite, und von der Hauptmuskelmasse mehr oder weniger getrennt sind, so ist doch keineswegs von einer muskulösen Haut zu reden. Diese Trennung der subepithelialen Muskeln von den übrigen ist nicht überall durchzuführen, nicht in den Cirren, nicht am Mantel, und dann setzen sich die übrigen Gewebselemente (Bindesubstanz und Radialmuskeln) unterschiedslos bis zum Epithel fort.

Nach kleinem Zwischenraum stößt man jetzt beiderseits auf die Hauptmuskelmasse, das bei Weitem mächtigste Gewebe der Siphowand überhaupt. Sie besteht ungefähr bis zum Abgang des die Epicuticula liefernden Lappens ausschließlich aus den sehr starken Längsmuskeln (Fig. 10 *lm*), durch deren Ansatz an der Schale die Mantellinie am hinteren Ende verbreitert wird. Weiter oberhalb wird sie durch eine Ringmuskelschicht (Fig. 10 *rm*), die an Dicke etwa ein Fünftel der ganzen Masse erreichen kann, in zwei ungleich große Gruppen getheilt, von denen die kleinere und äußere feinere Fasern besitzt. Die Grenze zwischen Längs- und Ringfasergruppen ist keineswegs immer eine scharfe, sondern erscheint durch beiderseitige Durchwachsung oftmals verwischt. In dem geschlossenen Rand des Ausgangssipho nehmen die Längsmuskeln bedeutend an Masse ab, während zwischen ihnen die Ringmuskelschicht in ungefähr gleicher Stärke bis oben hin verläuft.

Denken wir uns einen Sipho aufgeschnitten und gestreckt, so dass die Ringmuskeln gerade gerichtet sind, so verlaufen die verschiedenen Muskeln, die wir bisher kennen, die Längs- und Ringmuskeln, senkrecht zu einander. Jetzt giebt es drittens noch Muskeln in der zu den beiden vorigen vertikalen Richtung, so dass also die Muskulatur — immer bei aus einander gelegtem Sipho — gerade nach allen drei Richtungen des Raumes geordnet erscheint. Diese letzten Muskeln verbinden die äußere und innere Seite der Siphowandung, erstrecken sich also im unversehrten Siphocylinder radial nach außen, so dass ich sie zur Unterscheidung Radialmuskeln nennen möchte (Fig. 10 *rdm*). Weil radial, verlaufen sie auf radialen Vertikalschnitten alle unter einander streng parallel, wie die Figur zeigt. Sie bilden keine zusammenhängenden Massen und finden sich nur selten sehr dicht bei einander, sondern auf Radial- und Horizontalschnitten sieht man sie einzeln oder in kleinen Bündeln und manch-

mal in ziemlich regelmäßigen Abständen. Eigenthümlicherweise verzweigen sie sich nach den beiden Enden hin außerordentlich stark, strahlen büschelförmig aus, so dass trotz der getrennten Lagerung ihre Ausläufer ziemlich gleichmäßig und dicht das übrige Gewebe durchsetzen. Alle diese Ausläufer gehen bis nahe ans Epithel, bis an die vorerwähnte strukturlose Membran. Für sie gerade müsste diese Membran schon als nothwendig vorausgesetzt werden, da die aus einzelnen Zellen gebildete Epithelschicht doch eine sehr unsichere, wenig haltbare Ansatzfläche abgeben würde.

In die schmale Wand zwischen beiden Siphonen biegt von diesen je eine mächtige Ringmuskelschicht ein. Die Längsmuskeln treten hier mehr zurück, die Radialmuskeln sind natürlich sehr kurz.

Dieselben drei Muskelfasersysteme findet man im Mantelrand wieder. Den Längsmuskeln der Siphonen entsprechen die an der Mantellinie angehefteten Rückziehmuskeln, den Ringmuskeln die dem Schalenrand parallelen Fasern. Den Radialmuskeln sind vergleichbar und wohl homolog die Quermuskeln, welche von der äußeren zur inneren Fläche den Mantelrand durchsetzen, aber nicht streng parallel verlaufen. Die mächtigsten Schichten der beiden ersten Gruppen liegen nahe der Innenfläche.

Längsfasern des Sipho oder entsprechende des Mantels biegen ab in die secernirenden Mantellappen, denen auch die übrigen zwei Muskelarten nicht fehlen.

Entsprechend den Ring- und Radialmuskeln trifft man in den Cirren senkrecht zu ihrer Achse zwei äußerst zarte Fasersysteme, die sich ungefähr rechtwinklig durchkreuzen.

Etwas kräftiger sind die Längsmuskeln. Sie sind Fortsetzungen der allmählich dünner werdenden Hauptlängsmuskulatur und der subepithelialen Längsfasern. Von den dem Sipho zugekehrten Längsmuskeln aller tiefer stehenden Cirren ist stets ein kräftiges Bündel an der gegenüber liegenden inneren Seite des Sipho befestigt. Es verläuft zunächst quer durch die Wand, entspricht also vielleicht Radialmuskeln und biegt dann in kontrahirtem Zustand unter stumpfem bis rechtem Winkel in die Cirren um. Dieses Bündel verursacht die hauptsächlichste Bewegung der Cirren, ihre Annäherung an die Siphonen, ihr Zusammenneigen beim Einziehen derselben. Beugen und Krümmen nach allen Richtungen ermöglichen die übrigen Längsmuskeln.

Auch die ganzen Siphonen werden in ungünstiger Lage der Muschel manchmal durch einseitige Kontraktion der Längsmuskulatur

nach einer Seite herübergezogen. Doch wird das Thier, gewöhnlich bis an den Rand der Siphonen im Sand steckend, derartige Bewegungen selten ausführen. Die vorzüglichste Arbeit, die die ganze Muskulatur zu leisten hat, ist jedenfalls das Einziehen der Siphonen bei Gefahr, beim Schließen der Schalen. Es giebt keine Muskeln, die irgend wie zum Ausstrecken dienlich sein könnten. Das Ausstrecken kann allein durch Schwellung, durch Einströmen von Flüssigkeit, erfolgen, welche dann durch die Kontraktion wieder herausgedrückt wird.

Durch die mächtigen Längsmuskeln werden die Siphonen in der Längsrichtung stark verkürzt, während zugleich durch die Ringmuskeln, besonders im oberen freien Rand des Ausgangssipho, wo diese, wie erwähnt, vorwiegen, die Öffnungen verengt werden. Die Radialmuskeln pressen die Wandung horizontal zusammen, wobei in Folge der starken Verzweigungen nach beiden Seiten ihre Wirkung sich gleichmäßig über die Flächen vertheilt. Sie vervollständigen das Austreiben der Flüssigkeit, verhindern, dass diese durch die heftige vertikale Zusammenziehung seitwärts gedrängt wird und einen zu starken Druck auf die äußeren Gewebe, besonders das Epithel, ausübt. In ähnlicher Weise wird man sich die Muskelarbeit im Mantel vorzustellen haben

Das der Muskelthätigkeit entgegengesetzte Ausstrecken aller dieser Organe, die Schwellung, wird bekanntlich durch die lockere, einer großen Ausdehnung fähige Bindesubstanz ermöglicht. Über diese Bindesubstanz und die letzten Blutbahnen, speciell bei Mytilus und Anodonta, wurde ein wissenschaftlicher Streit zwischen Flemming und Kollmann geführt. Diesem schloss sich Griesbach an, während Flemming's Ansichten kürzlich von Schüler (17) bestätigt wurden. Der historische Verlauf mit Angabe der Litteratur ist in Flemming's letzter Erwiederung (11) und in Schüler's Abhandlung nachzulesen. Ich wiederhole kurz die Hauptmomente. Das betreffende Gewebe, das Flemming, wo er zuerst es nennt (7, pag. 462), als spongiös bezeichnet und dem pflanzlichen Gewebe vergleicht, ist »aus blassen Blasen zusammengesetzt, welche durch ein Lamellen- und Balkenwerk, in dem Muskelfasern und kleinere Zellen liegen, von einander getrennt werden«. Diese Blasen, früher als Langer'sche Blasen bekannt, da Langer zuerst auf sie aufmerksam gemacht hat, sind nach Flemming's Untersuchungen als Zellen aufzufassen. Sie wurden von ihm Schleimzellen genannt. Er konnte Zellkerne und bei richtiger Behandlung Zellinhalt nachweisen. Kollmann hingegen hält die

Blasen für optische Querschnitte der Blutbahnen, »der Lakunenräume«. Nach ihm besteht das Netzwerk zwischen ihnen aus soliden Gallertbalken, während sein Gegner gerade in diesen Balken, besser Lamellen, die Injektionsmasse eindringen und die Langer'schen Blasen vermeiden sah. Er also erklärt die Gallertbalken für kollabirte Gefäßschläuche. Schüler gelang es, bei Anodonta die Schleimzellen zu isoliren. Sie sind nach ihm von einer zarten Membran umgrenzt (17, pag. 87).

Wie Flemming schon in seiner Habilitationsschrift nebenher anführt (8, pag. 27), ist das gleiche »Schwellnetz« bei Cardium reichlich verbreitet. In der That füllt es alle Lücken zwischen den bisher besprochenen Gewebselementen. Obwohl ich bei diesem Thier keine Injektionen gemacht habe, die auch bei der geringen Größe desselben wohl schwer auszuführen wären, habe ich doch Einiges gefunden, das mir Flemming's Ansichten zu unterstützen scheint. Zunächst habe ich auf Schnitten durch das gehärtete Gewebe ganz ähnliche Resultate bekommen, wie sie von ihm bei seinen Objekten beschrieben sind. Auf Alkoholpräparaten erkennt man fast nur die runden Kerne in den Blasen und die länglicheren in dem Fachwerk. Viel mehr zeigen Osmiumpräparate, die nach Flemming's Angabe mit Hämatoxylin nachgefärbt wurden (10, pag. 826). Trotz der Nachhärtung in Alkohol, von der Flemming abräth, die ich aber, um in Paraffin einzubetten, nicht vermeiden konnte, erhielt ich sehr schöne Bilder. Blase für Blase ist mit geronnenem Zellinhalt gefüllt. Die Kerne treten durch die Nachfärbung mit Hämatoxylin recht scharf hervor. Doch sind die Elemente bei Cardium edule so klein, dass man schwer entscheiden kann, ob nur eine Blase im Schnitte ist. Vielleicht sind darum die Kerne, die oft in der Mitte zu liegen scheinen, dennoch wandständig, wie bei Anodonta und Mytilus. So weit habe ich nur das bei anderen Muscheln Bekannte für Cardium edule in der Hauptsache bestätigen können. Außerdem aber kommen hier die Schleimzellen in einer besonderen Modifikation in reichlicher Verbreitung vor.

Die Innenseite der Siphonen hat eine weiße Farbe mit einem perlenartigen Schimmer. Nicht gleichmäßig ist die glänzende Färbung vertheilt, sondern in dichtgedrängten Bändern und Flecken angeordnet. Derselbe vielfarbige Schimmer schmückt die zarte Haut, welche die Kiemen unter einander und mit den Wandungen der Ausgangssipho verbindet und so den Mantelraum in einen unteren und oberen trennt. Vor dem Sipho bildet sie eine sackartige Einstülpung.

Eben so glänzen oft die dünnen Häute um das Visceralganglion und die stärkeren Nerven, auf dem Schließmuskel und am After. An den Cirren bemerkt man weiße Punkte, meist in zwei Reihen an der inneren Seite, die bei richtigem Lichte ebenfalls lebhaft schillern. Die Ursache dieses bunten Farbenspiels sind überall die besondersartigen Schleimzellen, von denen ich eben reden wollte. Auch in polarisirtem Lichte bei gekreuzten Nicols, wo sonst nur die Muskeln bläulich schimmern, glänzen sie prächtig. Die weiße Farbe an der Siphoinnenseite, an den Cirren und oft auch an dem erwähnten zarten Hautsacke rührt wohl daher, dass hier viele Zellen über einander gelagert sind. Unter dem Mikroskop sind die Zellen mit Leichtigkeit schon frisch durch das Epithel zu erkennen (Fig. 15), besser noch, wenn dieses abmacerirt ist. So, bei durchfallendem Lichte, sind sie gelblich, wie schon CARRIÈRE (s. o.) für solche Zellen an der Cirrenspitze angab, die wegen des metallischen Glanzes als einem Auge zugehörig aufgefasst wurden. Sie sind angefüllt mit körniger bis streifiger Masse. Dass nun diese Zellen in der That FLEMMING-sche Schleimzellen sind, lehren erst gefärbte Schnitte. Am leichtesten und sichersten findet man sie an der Innenfläche der Siphonen wieder, wo sie auf Vertikalschnitten zwischen den subepithelialen Muskeln und der Hauptmuskelmasse in selten unterbrochenem, breiten Bande von oben bis unten sich hinziehen (Fig. 10 *sz*). Sie lagern in den Lücken des Schwellnetzes an der Stelle der LANGER'schen Blasen. Nur durch ihren Inhalt unterscheiden sie sich von den direkt anliegenden gewöhnlichen Schleimzellen. Denn dieser bleibt auch nach Alkoholhärtung, die ihn bei jenen fast ganz schwinden lässt, erhalten, zeigt sich nur ein wenig zusammengeschrumpft und bildet eine dichte körnige Masse, die man gewiss als Zellmasse ansehen wird (Fig. 16 *sz*). Auf Osmium-Hämatoxylinpräparaten, wo überall der Inhalt erhalten bleibt, fallen sie kaum auf. Nur befinden sich die Kerne, wenn sie sichtbar sind, stets an einem Pol und sind an der dichteren geronnenen Masse wie angebacken, so dass an ihrer Zugehörigkeit zu dieser kein Zweifel walten kann (Fig. 14 *sz*). Von Objekten, die nach schwacher Härtung in Osmiumsäure längere Zeit in Kali bichromicum aufbewahrt wurden, war das Epithel mit den unterliegenden Schleimzellen leicht abzulösen, da ja diese noch vor der festeren Muskelmasse liegen. Durch geringes Zerzupfen der abgehobenen Theile waren schon diese Schleimzellen als sicher umgrenzte rundliche Ballen isolirt zu erhalten. Sie sind also Zellen. Damit allein ist doch wohl die Zellennatur der LANGER'schen Blasen

überhaupt höchst wahrscheinlich geworden, wenn man sie nicht schon nach Flemming's und Schüler's Untersuchungen als sicher annehmen will. Wie nach Flemming die Schleimdrüsen im Mantel von Mytilus (7, pag. 456), werden auch diese kompakten Schleimzellen durch Goldchlorid gleich den Nerven sehr dunkel gefärbt.

Diese modificirten Schleimzellen erleiden an gewissen Stellen noch eine weitere eigenthümliche Veränderung. Ich erwähnte schon, dass in der Nähe des Augenganglions ein faseriges Gewebe gelegen ist. Es stößt unmittelbar an das Ganglion an. Unterhalb desselben ist es am mächtigsten und erstreckt sich von hier aufwärts zwischen das Ganglion und den Pigmentfleck des Auges, ohne sie gänzlich von einander zu trennen. Manchmal schiebt es sich auch im Inneren zwischen das Ganglion und die übrige Nervenmasse. Auf Schnitten besteht es gewöhnlich aus parallelen Fasern, die man sehr geneigt sein wird, für Muskeln zu halten, wenn nicht der gebogene Verlauf und die sonderbare Lage dagegen sprechen (Fig. 8 und Fig. 10 *fs*). In einem Fall war das ganze faserige Gewebe durch kompakte Schleimzellen ersetzt. Als ein mittleres Verhalten fand ich verschiedentlich eine verworrene, zum Theil streifige, meist körnige Masse, die noch nicht die strenge Sonderung in Fasern, aber auch nicht deutlich abgegrenzte Zellen zeigte. Sie vertritt oft auch die Stelle der kleinen Haufen glänzender Schleimzellen, welche man weiter unterhalb an den Cirren antrifft. Am frischen Objekt zeigt das Gewebe gewöhnlich eine etwas körnige Substanz mit ziemlich paralleler Streifung oder auch Faserung (Fig. 17), ohne dass die Fasern, so viel man erkennen kann, scharf gesondert wären. Manchmal bemerkt man unter den dann nur kurzen Fasern eine Gruppirung, die an eine Zusammensetzung aus Zellen erinnert, und dann sind meistens an der unteren Fläche einige kompakte Schleimzellen angelagert. Es macht durchaus den Eindruck, als wenn diese, deren Inhalt gewöhnlich schon hier sehr streifig ist, allmählich in die faserige Masse übergehen. Diese besitzt frisch dieselbe weiße Farbe, wie dicht gelagerte kompakte Schleimzellen, zeichnet durch denselben Glanz, auch in polarisirtem Licht, sich aus, eben so erscheint sie auch bei durchfallendem Licht gelblich. Schon bei der Besprechung des Ganglions bemerkte ich, dass sie besonders stark mit Goldchlorid sich färbt, wie ich es eben auch für die besondersartigen Schleimzellen erwähnte. Auf mehreren Präparaten, die ich durch Hämatoxylin und Kali bichromicum nach der Methode von Heidenhain (13) schwarz zu färben versuchte, haben nur diese Schleimzellen

und die faserige Masse die gleiche hervorstechende dunkle Farbe angenommen, während alles übrige Gewebe sehr blass ist. Überall, wo das betreffende Gewebe auf Schnitten eine große Ähnlichkeit mit Muskelfasern besitzt, ist auch der Inhalt der Schleimzellen in Theile von ungefähr gleicher Dicke mit den Fasern zerspalten. Offenbar sind beide Erscheinungen Folgen einer mechanischen Einwirkung beim Konserviren und sind wahrscheinlich dem Druck bei der starken Härtung zuzuschreiben.

Wenn auch diese Beobachtungen noch sehr unvollständig sind, so ergiebt sich doch daraus, dass ganz gewiss diese faserige Masse aus einer Substanz besteht, welche dem Inhalt der kompakten, glänzenden Schleimzellen sehr ähnlich ist und dass sie höchst wahrscheinlich aus diesen Schleimzellen hervorgeht.

Vorliegende Arbeit wurde im zoologischen Institut der Universität zu Kiel angefertigt. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. K. Möbius, der mich in gütigster Weise durch Rath und Belehrung unterstützte, bin ich zu tiefstem Dank verpflichtet. Auch Herrn Professor Dr. W. Flemming, der die Freundlichkeit hatte, eine Anzahl meiner Präparate durchzusehen und mir manchen werthvollen Rathschlag ertheilte, sage ich an dieser Stelle meinen herzlichen Dank.

Kiel, im Januar 1886.

Litteraturverzeichnis

(auf dessen Nummern im Text verwiesen ist).

1) Béla Haller, Untersuchungen über marine Rhipidoglossen. Morphol. Jahrb. Bd. IX. 1884. pag. 1—98.

2) F. Boll, Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus. Arch. für mikr. Anatomie. Bd. V. Supplem. 1869. pag. 1—111.

3) J. Carrière, Die Sehorgane der Thiere. München und Leipzig 1885.

4) Duvernoy, Sur le système nerveux des Mollusques acéphales. Mém. de l'Acad. des Sciences. Tome XXIV. Paris 1854. pag. 1—210.

5) E. Ehrenbaum, Untersuchungen über die Struktur und Bildung der Schalen der in der Kieler Bucht häufig vorkommenden Muscheln. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. XLI. 1885. pag. 1—47.

6) W. Flemming, Die haaretragenden Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. V. 1869. pag. 413—444.

7) —— Untersuchungen über die Sinnesepithelien der Mollusken. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. VI. 1870. pag. 439—471.

8) —— Über Bindesubstanzen und Gefäßwandung bei Mollusken. Habilitationsschrift. Rostock 1871.

9) —— Zur Anatomie der Landschneckenfühler und zur Neurologie der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXII. 1872. pag. 365—372.

10) —— Über Bindesubstanz und Gefäßwandung im Schwellgewebe der Muscheln. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII. 1877. pag. 818—867.

11) —— Bemerkungen hinsichtlich der Blutbahnen und der Bindesubstanz bei Najaden und Mytiliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIX. 1883. pag. 137—144.

12) —— Über Organe vom Bau der Geschmacksknospen an den Tastern verschiedener Mollusken. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XXIII. 1884. pag. 141—148.

13) H. Heidenhain, Über eine neue Verwendung des Hämatoxylin. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXIV. 1885. pag. 468—470.

14) v. Ihering, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877.

15) Kollmann, Die Bindesubstanz der Acephalen. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XIII. 1877. pag. 558—603.

16) H. A. Meyer und K. Möbius, Fauna der Kieler Bucht. Bd. II. Prosobranchia und Lamellibranchia. Leipzig 1872.

17) P. Schüler, Über die Beziehungen der kavernösen Räume im Bindegewebe

der Anodonta zu dem Blutgefäßsystem. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XXV. 1885. pag. 84—88.

18) C. Th. v. Siebold, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere. Berlin 1848.

19) H. Simroth, Über die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Weichthiere Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVI. 1876. pag. 227—349.

20) B. Sharp, On the visual Organs in Lamellibranchiata. Mittheil. d. Zool. Stat. zu Neapel. Bd. V. 1884. pag. 447—469.

21) —— On Visual Organs in Solen. Proceed. of Acad. of Nat. Sc. of Philadelphia, 1883. Philadelphia 1884. pag. 248—249.

22) Will, Über die Augen der Bivalven und Ascidien. Froriep's Neue Notiz. a. d. Geb. d. Nat. Nr. 622. Weimar 1844.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel X.

Fig. 1. Nervensystem von Cardium edule nach Duvernoy, Kopie seiner Abbildung in verkleinertem Maßstabe. Die Muschel liegt auf dem Rücken und ist mit dem aboralen Ende dem Beschauer zugewandt. Der Mantel ist rechts und links zur Seite geschlagen.

a Cerebralganglion,
c ist bei Duvernoy nicht benannt,
d und *d'* innerer und äußerer Ast des vorderen Mantelnerven,
e Nerv, der von der Kommissur zum Fußganglion abgeht,
f Kommissur zum Fußganglion,
h—*h'''* die vier Nerven des Fußganglions,
i Kommissur zum Visceralganglion,
l Kiemennerv,
n Nerv zum Rectum,
o und *o'* Ast des hinteren Mantelnerven,
p hinterer Mantelnerv (palléal postérieur).

Fig. 2. Nervensystem von Cardium edule. Lage der Muschel wie in Fig. 1, der Fuß ist nach rechts herübergelegt. Vergr. etwa 5.

a äußerer Ast des vorderen Mantelnerven,
ag accessorische Ganglien,
br Kiemennerv,
cc Kommissur zwischen den beiden Cerebralganglien,
cg Cerebralganglion,
cp Kommissur zum Fußganglion,
cv Kommissur zum Visceralganglion,
e äußerer Ast des hinteren Mantelnerven (= *II*),

hm hinterer Mantelnerv,
i innerer Ast des vorderen Mantelnerven,
k Knotenpunkt der vier Hauptmantelnerven,
o Zweig für die Anfangspartien des vorderen Mantelrandes,
pg Fußganglion,
pl Nervenplexus,
s Nerv für den vorderen Schließmuskel,
u Nerv, der von der Kommissur zum Fußganglion sich abzweigt,
vg Visceralganglion,
vm vorderer Mantelnerv,
I erster, *II* zweiter, *III* dritter } Mantelbogen,
1, *2* } Nerven des oberen Sipho,
3, *4*, *5* } Nerven des unteren Sipho.

Fig. 3. Spitze einer tiefer stehenden Cirre von Cardium edule, auf den Rand eingestellt. HARTNACK homog. Im. I, Oc. 2.
a Augenwölbung,
cw Cuticulawärzchen,
gr Grübchen mit dem langhaarigen Sinnesorgan,
h Härchen der breitköpfigen Pinselzellen,
h' zwei Haarbündel unmittelbar an einander stoßend,
lh lange Haare, aus dem Grübchen vorragend,
p Pigmentzellen des Auges,
u Umriss des Pigmentflecks.

Fig. 4. Spitze einer der Randcirren des unteren Sipho von Cardium edule. Das Epithel ist fast ganz abmacerirt. HARTN. homog. Im. I, 2.
e gewöhnliche Epithelzellen,
gz breitköpfige Pinselzellen,
l ausnahmsweise lange Pinselzelle,
nz normale Pinselzellen.

Fig. 5. Theil einer Cirrenspitze einer jungen Mya arenaria. Das Epithel ist abmacerirt. HARTN. homog. Im. I, 2.
h Sinneshärchen,
pz Pinselzellen.

Fig. 6. Frische Mantelpapille von Montaceta bidentata. HARTN. IX. Im.
c Cuticula,
h Sinneshärchen.

Alle folgenden Figuren sind Cardium edule entnommen.

Fig. 7. Isolirte langhaarige Sinneszellen aus dem Grübchen der Cirrenspitze.
a mit HARTNACK IX, Im. 3,
b mit HARTN. homog. Im. I, 3,
n Kern.

Fig. 8. Cirrenspitze, Längsschnitt. Alkohol, Hämatoxylin. HARTN. homog. Im. I, 2.
ag Augenganglion,

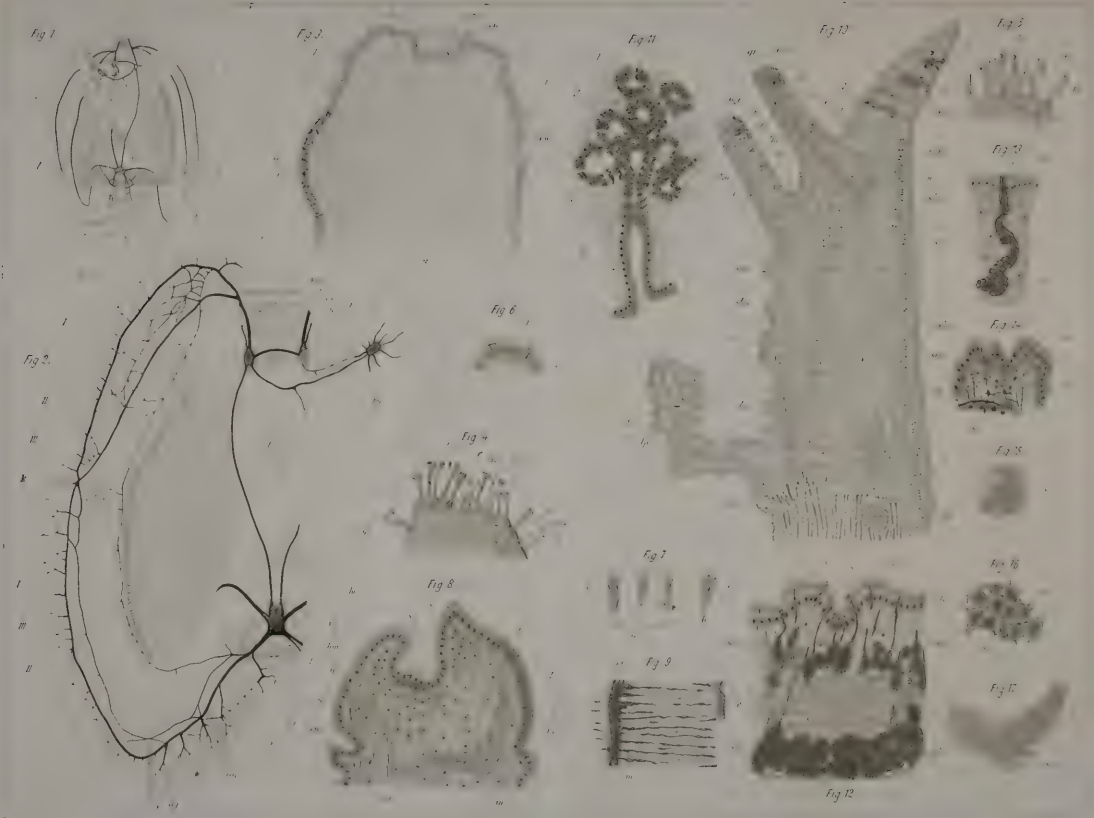
cn Cirrennerv,
fs faserige, den kompakten Schleimzellen verwandte Masse,
g Ganglienmasse für das Organ im Grübchen und die Pinselzellen,
lm Längsmuskel,
m feine Quermuskel,
pz Pigmentzellen des Auges,
s Sinneszellen des Grübchens,
st Stützzellen.

Fig. 9. Theil vom Längsschnitt einer Cirre. Goldfärbung nach Cohnheim. Hartn. VIII, 2.
cn Cirrennerv,
e Epithel,
m Muskel,
n periphere Nervenendigungen.

Fig. 10. Radialer Längsschnitt durch die Wand des oberen Sipho, etwas schematisirt. Hartn. III, 3.
a Auge,
ag Augenganglion,
c Cirre,
cn Cirrennerv,
d Querschnitte der farbigen Drüsen,
fs faserige Masse am Augenganglion,
gr Grübchen der Cirrenspitze,
hm Querschnitt des hinteren Hauptmantelnerven (Fig. 2 *hm*),
le verlängerte Epithelzellen,
lm Längsmuskel,
lp Hautlappen, der in der äußeren Einstülpung die Epicuticula absondert,
n Nerv,
r geschlossener, zugeschärfter Rand des Sipho,
rdm Radialmuskel,
rm Ringmuskel,
slm subepitheliale Längsmuskel,
srm subepitheliale Ringmuskel,
sz kompakte, glänzende Schleimzellen.

Fig. 11. Schnitt durch eine pigmentführende Epitheleinstülpung, eine Drüse der Siphowandung. Hämatoxylin. Hartnack, VIII, 3.
d Drüsenquerschnitte,
dg Ausführungsgang.

Fig. 12. Schnitt durch die Schleimdrüsenregion an der inneren Seite des Mantelrandes, Hämatoxylin. Hartn. homog. Im. I, 2.
b Verbreiterte Ausführungsgänge zwischen den Epithelzellen (Becherzellen?),
c Kommunikationsgänge zwischen den tieferliegenden und den äußeren Drüsen,
fe Flimmerepithel,
s ausgetretene Sekretionsmasse,
sd Schleimdrüsen.



Wilh. Engelmann

Fig. 13. Drüse von der Außenseite des Sipho (pag. 187), Hämatoxylin. HARTN. VIII, 3.
ds durchschnittene Drüse,
gg Ausführungsgänge,
s Sekretionsmasse.

Fig. 14. Schnitt aus der inneren Seite der Siphowandung. Osmiumsäure, Alkohol, Hämatoxylin. HARTN. homog. Im. I, 2.
sm strukturlose Membran,
sn Schwellnetz (»Gallertbalken«),
sz kompakte Schleimzellen.

Fig. 15. Frische, glänzende Schleimzellen. HARTN. VIII, 3.

Fig. 16. Schnitt durch das Schwellnetz mit kompakten Schleimzellen. Alkohol, Hämatoxylin, Kali bichromicum (pag. 195).
sn Schwellnetz, *sz* Schleimzellen. HARTN. homog. Im. I, 3.

Fig. 17. Faserige Masse am frischen Objekt. HARTN. VIII, 2.
fs faserige Masse,
sz anliegende kompakte Schleimzellen.

Bemerkungen über die wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden, spec. der Asymmetrie im Nervensystem der Prosobranchiaten.

Von

O. Bütschli.

Mit Tafel XI, XII und einer Figur im Text.

Es ist bekannt, dass durch SPENGEL's[1] und HALLER's[2] wichtige Untersuchungen die Verschiedenheit, welche IHERING[3] in der Bildung des Nervensystems der Prosobranchiaten gefunden haben wollte, worauf er die Gruppen der Chiastoneuren und der Orthoneuren basirte, ihre Erledigung gefunden hat, indem festgestellt wurde, dass aller Wahrscheinlichkeit nach sämmtliche Prosobranchiaten ein chiastoneures Nervensystem besitzen und die scheinbare Orthoneurie theils auf unrichtiger Deutung einzelner Kommissuren und Ganglien seitens IHERING's, theils darauf beruht, dass bei den betreffenden Formen sekundäre Verbindungen zwischen Ganglien eingetreten sind, welche die chiastoneure Bildung etwas verstecken. Dieser Nachweis der allgemeinen Verbreitung der Asymmetrie im

[1] J. W. SPENGEL, Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 35. pag. 333—383.

[2] B. v. HALLER, Zur Kenntnis der Muriciden. Denkschr. d. K. Akademie zu Wien. Bd. 45 (mathem. naturw. Kl.). 1882. II. Abth. pag. 87—106. — Untersuchungen über marine Rhipidoglossen. Erste Studie. Morpholog. Jahrb. Bd. IX. pag. 1—98.

[3] H. v. IHERING, Vergleich. Anatomie des Nervensystems der Mollusken. Leipzig 1877.

Nervensystem der Prosobranchiaten, über deren allseitiges Vorkommen höchstens wegen beschränkter Ausdehnung der Untersuchungen noch einige, aber wenig begründete Zweifel bestehen können, macht die Chiastoneurie noch interessanter und erweckt den Wunsch nach einer Vorstellung über ihre Hervorbildung und ihren Zusammenhang mit den übrigen asymmetrischen Bildungen im Bau der betreffenden Mollusken. So hat denn auch schon SPENGEL (l. c.) in trefflicher Weise dargelegt, wie man sich die Chiastoneurie entstanden denken kann, indem man, von einer wahrscheinlichen Urform ausgehend, den Komplex von Organen, der sich zu beiden Seiten ihres Hinterendes gruppirt, um den After als Mittelpunkt um 180 Grad rotiren lässt. Ich stimme seinen Ausführungen im Princip vollkommen bei; nur über die Art, wie diese Verschiebung um den After in Wirklichkeit verlaufen sein wird, habe ich mir, bei Gelegenheit meiner Vorträge über Gastropoden, eine etwas andere Vorstellung gebildet, welche den Hergang ein wenig natürlicher und einleuchtender zu machen scheint. Wenn ich dieselbe im Nachstehenden darzustellen versuche, so bin ich mir, wie gesagt, voll bewusst, dass meine Auffassung im Wesentlichen mit der von SPENGEL entwickelten übereinstimmt. Ich glaube jedoch, dass der Vorgang in dieser Weise plausibler wird und meine Darstellung daher Manchem nicht unerwünscht sein dürfte.

SPENGEL geht bei seinem Ableitungsversuch der Chiastoneurie von einer Urform aus, für deren Bau er im Allgemeinen die Verhältnisse der ganz symmetrischen Placophoren zu Grunde legt. Meine Ansichten stimmen in dieser Hinsicht mit den seinen überein. Sowohl die Entwicklungsgeschichte wie die vergleichende Anatomie weisen auf eine solche Urform nicht nur der Gastropoden, sondern der Mollusken überhaupt hin. Dieselbe war, wie gesagt, ganz symmetrisch gebaut (vgl. Taf. XI Fig. 1 *a*), dem entsprechend auch wohl etwas länglich und mit den beiden Organen versehen, welche für alle Mollusken so charakteristisch sind, der zum Kriechen eingerichteten, als Fuß bezeichneten und von dem übrigen Körper durch eine ringförmige Furche etwas abgesetzten Bauchfläche (*fr*) und der Mantelfalte (*mr*), welche, wie die Entwicklungsgeschichte ergiebt und die vergleichende Betrachtung der ausgebildeten Formen übereinstimmend lehrt, als eine ringförmige Falte, dem Fußrand parallel, die Rückseite des Körpers umzog. Mund (*o*) und After (*a*) liegen an den beiden Körperenden in der Rinne zwischen Fuß und Mantelfalte (Mantelrinne). Der zwischen

ihnen sich ausspannende Darm kann als ungewunden, gerade verlaufend betrachtet werden, wie er auch in der Ontogenie ursprünglich auftritt. Eine Anschwellung im Beginn des Mitteldarms ist die Magenerweiterung (*m*), mit welcher die Leberdrüsen in Verbindung stehen. An jeder Seite des Körpers entsprang aus der Mantelrinne eine Kieme (*rk* und *lk*), deren Bau etwa den Einzelkiemen der Chitonen entsprach, also aus einem Mittelstamm bestand, der jederseits eine Reihe von Kiemenblättchen trug. Dass wir diese beiden Kiemen hinter der Körpermitte, also dem After genähert, zu suchen haben, folgt für unsere Urform der Gastropoden schon daraus, dass die Kiemen der lebenden Gastropoden allgemein dem After genähert sind. Wahrscheinlich wird dies ferner wohl desshalb, weil Haller's Untersuchungen über die Chitonen[1] plausibel machen, dass die zahlreichen Kiemen dieser Formen einer Vermehrung von wenigen und demnach auch wohl zwei ursprünglichen, wie bei unserer Urform, ihre Entstehung verdanken; die Lage dieser beiden ursprünglichen Kiemen der Vorfahren von Chiton muss aber eine hintere gewesen sein, weil bei denjenigen Placophoren, welche weniger Kiemen besitzen, die hinteren sich finden, die Kiemenvermehrung in dieser Gruppe demnach von hinten nach vorn fortgeschritten sein muss.

Auch das weit nach hinten gerückte Herz mit den beiden Vorhöfen, welch letztere wohl jedenfalls mit den beiden ursprünglichen Kiemen wie bei den Gastropoden in direkter Verbindung standen, weist auf eine Lage der beiden Kiemen in der Nähe des Afters hin. Das Herz mit den beiden Vorhöfen, welches dem Darm aufliegt, haben wir uns bei der Urform etwa in derselben Weise, wie es sich bei Chiton oder wohl noch richtiger, wie es sich bei den Muscheln findet, vorzustellen. Etwas schwieriger gestaltet sich die Frage nach dem Bau des Nervensystems dieser Urform der Gastropoden im Vergleich mit dem der Placophoren, an welche wir uns bis jetzt hauptsächlich hielten; auch Spengel empfand diese Schwierigkeit. Keinem Zweifel unterliegt, dass wir zunächst vor, resp. über dem Schlund zwei Cerebralganglien finden (*gc*) und hinter dem Schlund, resp. unter demselben, zwei Ganglien (resp. eine Ganglienmasse), welche den bei den Gastropoden im Allgemeinen gesonderten sog. Pleural- und Pedalganglien entsprechen und von welchen nach hinten

[1] B. v. Haller, Die Organisation der Chitonen der Adria I. und II. Arbeiten aus dem zoolog. Instit. Wien. Bd. IV Heft 3 und Bd. V Heft 1.

in den Fuß die beiden ganz symmetrischen Fußstränge, resp. Fußnerven ausgehen. Außerdem gehen bei den Chitonen von derselben Stelle noch die beiden sog. Kiemeneingeweidestränge aus, die längs der Mantelrinne den ganzen Körper umziehen und sich hinten dorsal vom Darm vereinigen. Spengel will nun letztere beiden Stränge der sog. Visceralkommissur der Gastropoden vergleichen, d. h. denjenigen beiden Kommissuren, welche bei den letzteren das jederseitige Pleuropedalganglion mit dem sog. Abdominalganglion verbinden. Von letzterem entspringen die Nerven zur Niere, Genitaldrüse, Herz etc. und es liegt bei den Gastropoden sicherlich ventral vom Darm, ähnlich wie das sog. Visceralganglion der Lamellibranchiaten. Die Visceralkommissur der Gastropoden ist demnach wie diejenige der Lamellibranchiaten hinsichtlich des Darmes eine ventrale, während die Kiemeneingeweidestränge der Chitonen eine dorsale Kommissur bilden. Spengel machte denn auch schon auf die hieraus entspringende Schwierigkeit für seine Vergleichung dieser Stränge der Chitonen mit der Visceralkommissur der Gastropoden aufmerksam. Ich glaube aber, dass eine solche Schwierigkeit in Wirklichkeit nicht existirt, da ich es für sehr unwahrscheinlich halte, dass die Kiemeneingeweidestränge einfach der Visceralkommissur der Gastropoden und Lamellibranchiaten gleichgesetzt werden dürfen.

Bei den Placophoren sind diese Stränge sehr wesentlich auch Mantelnerven, indem sie dem Rand des Mantels folgen und zu demselben Nerven senden. Bei den Gastropoden haben die Visceralkommissuren mit dem Mantelrand nichts mehr zu thun, sondern dieser wird im Allgemeinen ganz symmetrisch von zwei Nerven versorgt, die von den Pleuropedalganglien nach rechts und links entspringen und welche auch wohl denen homolog sind, die bei den Muscheln, von den Cerebralganglien entspringend, die vordere Hälfte des Mantelrandes versorgen. Diese Nerven des Mantelrandes der Gastropoden umziehen den letzteren gleichmäßig und dorsal vom Darm (s. Taf. XI Fig. 2 *N. pall. dext. et sinist.*) bis ans hintere Mantelende und dürften nach den Untersuchungen von Lacaze-Duthiers hinten wohl anastomosiren.

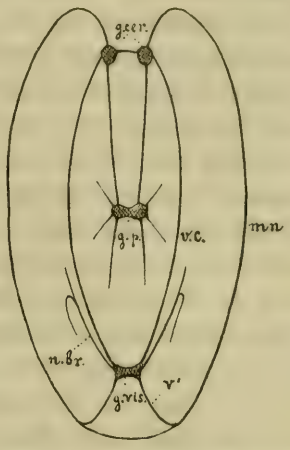
Ich glaube, dass uns in diesen Mantelrandnerven der Lage nach, wenn auch nicht dem gesammten Inhalt nach, die Kiemeneingeweidestränge der Chitonen vorliegen, dass dagegen die Visceralkommissur der Gastropoden und Lamellibranchiaten etwas ist, was in dem Nervensystem der Chitonen nicht vorliegt — eine Weiterentwicklung über dieses hinaus. Bei den Placophoren führen die Kiemeneingeweidestränge zwar die Nervenelemente in sich, welche zu den Organen

treten, die bei den Gastropoden von der Visceralkommissur versorgt werden[1]. Da wir die Verhältnisse bei Chiton und den Amphineuren als die ursprünglicheren zu betrachten haben, so müssen wir uns wohl vorstellen, dass sich die erwähnten Elemente bei der Entwicklung der Gastropoden und Lamellibranchiaten von den ursprünglichen Kiemeneingeweidesträngen abtrennten und, indem sie eine ventrale Verbindung unter dem Darm erlangten, zu der Visceralkommissur wurden, von der jetzt die Nerven zur Niere, den Geschlechtsorganen, den Kiemen, dem Herzen und bei den Gastropoden wenigstens auch einem Theil des Darmes entspringen. Der Rest des ursprünglichen Kiemeneingeweidestranges verblieb dann als Mantelrandnerv. Dass etwas Derartiges eintreten konnte, ergiebt sich wohl aus dem Vorkommen zweier Magennerven bei Chiton, welche in geringer Entfernung hinter dem Ursprung der Kiemeneingeweidestränge jederseits aus diesen entspringen und sich zu zwei der Ventralseite des Magens anliegenden kleinen Ganglien begeben, die unter einander durch eine transversale Kommissur verbunden sind. Diese Magennerven stellen demnach eine Art Visceralkommissur dar, womit ich jedoch nicht gesagt haben will, dass sie die Visceralkommissur der Gastropoden repräsentiren; es handelte sich für mich augenblicklich nur darum, die Möglichkeit des Hervorgehens einer solchen Kommissur aus den beiden Kiemeneingeweidesträngen nachzuweisen. Die allgemeine Möglichkeit der Hervorbildung einer derartigen Bildung wird ferner noch dadurch plausibel gemacht, dass bei Protoneomenia nach Hubrecht zahlreiche Querverbindungen zwischen den Kiemeneingeweidesträngen und den Pedalsträngen existiren. Da nun letztere, wie bekannt, selbst unter einander durch zahlreiche Querverbindungen zusammenhängen, so folgt hieraus, dass sich durch Sonderungsvorgänge leicht eine ventrale Kommissur der Kiemeneingeweidestränge hervorbilden konnte.

Auch die Verhältnisse bei den Lamellibranchiaten lassen sich in ähnlicher Weise beurtheilen, ja man darf sich nach den bei dieser Abtheilung vorhandenen Einrichtungen vielleicht vorstellen, dass die Sonderung des ursprünglichen Kiemeneingeweidestranges in einen dem Mantelrand folgenden Mantelnerv (*mn*; s. den Holzschnitt auf der folgenden Seite) und eine Visceralkommissur (*vc*) noch nicht ganz völlig zu Stande kam, so dass beide Nervenstränge am Hinterende noch im

[1] Wenigstens die zu den Kiemen, Nieren, Herzen und einem Theil des Darmes (vgl. bei Haller).

Zusammenhange blieben (*v'*). Auf diese Weise würde es sich erklären, dass bei den Muscheln der Mantelnerv hinten mit dem Visceralganglion in Verbindung steht, resp., wie dies gewöhnlich geschildert wird, die hintere Hälfte des Mantelringnerven aus dem Visceralganglion entspringt. Die dorsale hintere Vereinigung der beiden Mantelnerven ist auch bei den Lamellibranchiaten noch zu beobachten, indem sich nicht selten Anastomosen zwischen denselben an der Basis der Siphonen finden.



Eine genauere Verfolgung dieser Verhältnisse liegt außerhalb der uns gesteckten Aufgabe, es mögen daher auch die gemachten Bemerkungen nur als Andeutungen und Vermuthungen gelten; das was für uns allein wichtig, scheint mir aber aus den vorgeschickten Überlegungen genügend hervorzugehen, dass nämlich die dorsale Vereinigung der Kiemeneingeweidestränge bei den Placophoren der Annahme nicht im Wege steht, dass sich auch bei unserer Urgastropodenform die Visceralkommissur schon neben dem Mantelnerv wohl entwickelt hatte und sich ursprünglich ventral vom Darm fand. Beide nehmen ihren Ursprung vorn aus dem Pleuropedalganglion. Die Visceralkommissur (Fig. 1 *a*, *vc*) zieht von da jederseits nach der Basis der Kiemen und bildet an jeder derselben ein Kiemenganglion, zwischen welchen beiden der hintere verbindende Theil der Visceralkommissur ventral vom Darm sich erstreckte und Nerven zum Herz, den Nieren, der Genitaldrüse etc. entsendete, vielleicht unter Bildung besonderer Abdominalganglien, wie wir sie in verschiedener Zahl bei den Gastropoden treffen.

Aus einer solchen Urform lässt nun Spengel die Prosobranchiaten in der Weise entstehen, dass der gesammte Komplex der rechts und links und etwas vor dem After gelegenen Organe, Kiemen und Kiemenganglien, so wie das Herz und seine Vorhöfe in entgegengesetzter Richtung wie der Uhrzeiger allmählich um 180 Grad um den After rotirten, so dass die linke Kieme der Ausgangsform zur rechten wurde und die rechte zur linken, eben so das Herz umgedreht wurde und die Visceralkommissur die eigenthümliche Chiastoneurie erlangte, welche wir bei den Prosobranchiaten finden. Wie schon bemerkt, stimme ich Spengel vollkommen darin bei, dass eine

Rotation des genannten Organkomplexes um den After bei den Prosobranchiaten stattgefunden hat und dass deren Chiastoneurie davon herrührt, nur halte ich den von ihm angenommenen Vorgang der Umdrehung des Komplexes um den After nicht für denjenigen, der in der Phylogenie der Prosobranchiaten thatsächlich erfolgte. Spengel scheint, wenigstens seiner Darstellung nach, anzunehmen, dass bei diesem Vorgang der After an der ursprünglichen Stelle verweilte und nur etwas nach vorn rückte, in die Vorderregion, wo wir ihn symmetrisch gelagert bei den Zeugobranchiaten finden. Dabei lässt er aber meines Erachtens etwas außer Acht, was ein solches Vorrücken des Afters und daher auch eine solche Rotation der Organe um den in der Medianlinie verbleibenden After unmöglich macht; dies ist nämlich die Beziehung des Afters zum Mantel, welche in der Ausgangsform doch schon unbedingt so gewesen sein muss, wie bei den Mollusken überhaupt. Der After hat seine Lage in der Mantelrinne, eben so wie die Kiemen; dass er aus der Mantelrinne über den Rücken nach vorn rücken könne, wird durch kein Beispiel unter den Mollusken erwiesen, noch weniger aber, dass ihm die Kiemen in seiner Wanderung über den Rücken folgen könnten. Wenn sich bei den Nudibranchien unter den Opisthobranchiata der After und die Kiemen auf dem Rücken finden, so rührt dies meines Erachtens von einer weitgehenden oder völligen Reduktion des Mantels und der von ihm umsäumten ursprünglichen Rückenregion her. Wenn wir daher die Verhältnisse der Prosobranchiaten von unserer Urform ableiten wollen, so müssen wir darauf achten, dass After und Kiemen ihre gehörige Lage in der Mantelrinne bewahren.

Bekanntlich erstreckt sich die Asymmetrie der Prosobranchiaten nicht nur auf das Nervensystem und die Organe, welche im Vorhergehenden als in Rotation um den After bezeichnet wurden, sondern namentlich auch auf den Darm und die Lage des Afters, eine Erscheinung, welche nicht nur auf die Prosobranchiaten beschränkt ist, sondern den Gastropoden im Allgemeinen zukommt, wenn wir von denjenigen Formen absehen, die ihre symmetrische Afterlage theils einer Wiederausgleichung der ursprünglichen Asymmetrie (Zeugobranchier), theils dagegen vielleicht einer ursprünglich sehr geringfügigen Ausbildung derselben verdanken, gewissen Nudibranchiern nämlich.

Die Asymmetrie in der Lage des Afters besteht aber darin, dass derselbe in der Regel mehr oder weniger weit auf der rechten Seite nach vorn in der Mantelrinne verlagert ist. Diese allgemein verbreitete Erscheinung erweckt schon die Vermuthung, dass damit auch

wohl die asymmetrische Bildung des Visceralnervensystems der Prosobranchiaten und die Verschiebung des erwähnten Organkomplexes, welche zur Ausbildung der Chiastoneurie führte, zusammenhängen werde. Eine Überlegung der Vorgänge, welche zu einer derartigen Verlagerung des ursprünglich symmetrisch hinten gelegenen Afters führten und der damit nothwendig verbundenen anderweitigen Verschiebungen in der Symmetrie des Gatropodenkörpers, lässt denn auch erkennen, dass die scheinbare Rotation des Organkomplexes um den After eine Folge der Verschiebung des letzteren ist, wie wir gleich sehen werden. Da wir nun wohl berechtigt sind, die asymmetrische Bildung des Darmapparates als das Ursprüngliche zu betrachten, die hervorgerufen worden sein dürfte durch die Ausbildung einer Schale, welche eine vorderständige Lage des Afters vortheilhaft machte, so dürfte hieraus folgen, dass die Asymmetrie des Darmes die Verlagerung der übrigen Organe im Wesentlichen bedingte.

Wenn wir uns fragen, in welcher Weise diese Vorwärtsverschiebung des Afters auf der rechten Seite zu Stande kam, so giebt uns die Ontogenie hierüber wohl direkten Aufschluss, in deren Verlaufe sich dieser Vorgang bekanntlich noch bei jedem Individuum wiederholt. Ich werde den Verlauf an der Hand einiger thatsächlicher Nachweise am Schlusse noch etwas specieller betrachten, hier sei nur bemerkt, dass die Verschiebung des Afters darauf beruht, dass von einem gewissen Stadium der Entwicklung an, auf welchem der After noch die ursprüngliche symmetrische Lage am Hinterende hat, eine in der dorsoventralen Richtung schmale Zone der rechten Körperseite, welche sich zwischen After und Mund erstreckt, ihr Wachsthum sistirt, die entsprechende linke Zone dagegen um so stärker wächst, wodurch natürlich bewirkt wird, dass, indem die übrigen Partien des Körpers regulär weiter wachsen, der After, seine ursprüngliche Entfernung vom Mund beibehaltend, auf die rechte Seite rücken wird und sich, je länger der Process andauert, dem Kopf relativ mehr und mehr nähern wird. Dass nur ein solcher Process ungleich auf die beiden Körperseiten vertheilten Wachsthums auch phylogenetisch zu einer derartigen Verlagerung des Afters führen konnte, ist klar. Eine weitere Überlegung ergiebt aber auch, dass die Zone schwachen oder unterdrückten Wachsthums, welche die rechte Seite umfasst, hinten noch etwas auf die linke Seite übergreifen muss, denn es ist uns ja bekannt, dass bei den Prosobranchiaten die beiden Kiemen dem After folgen, was eben nur

so entstehen konnte, dass die Zone des sistirten Wachsthums über den After hinaus reichte und die linke Kieme noch einschloss (vgl. Fig. 1 *a*).

Zunächst aber noch ein Wort über den näheren Vorgang dieses ungleichseitigen Wachsthums. Ich betonte eben besonders, dass sich dasselbe nur auf eine ringförmige Zone der Mantelrinne erstreckt, welche Mund, After, die Kiemen, so wie die Nieren- und Geschlechtsöffnungen enthält. Es ist dies wohl festzuhalten, denn die Asymmetrie der betreffenden Systeme könnte auch so entstanden sein, dass die gesammten Körperseiten an dem ungleichen Wachsthum Theil genommen hätten. Dies würde aber zu ganz falschen Resultaten führen, wie schon daraus hervorgeht, dass bei den Gastropoden beide Hälften des Fußes und Mantels durchaus, wie es scheint, in ganz symmetrischer Weise von den rechten und linken Hälften der Pleuropedalganglien innervirt werden. Dies setzt voraus, dass Fuß und Mantel ihr Wachsthum ungestört in symmetrischer Weise fortsetzten, also nur die oben genannte, zwischen ihnen gelegene, ringförmige Zone ungleich wuchs.

Das Resultat dieser Wachsthumsvorgänge war dann, dass das rücksichtlich seines Darmapparates und der mit demselben in Konnex stehenden Organe asymmetrisch werdende Mollusk äußerlich seine symmetrische Gestaltung dauernd bewahrte, wie wir es auch thatsächlich bei allen Gastropoden sehen, die keinen asymmetrisch aufgewundenen Eingeweidesack besitzen, oder, wenn wir von dessen Aufrollung abstrahiren, welche, wie später dargestellt werden wird, einem Process von eigenartiger, mit der übrigen Asymmetrie nicht direkt zusammenhängender Natur ihre Entstehung verdankt.

Lassen wir nun an unserer Ausgangsform (Fig. 1 *a*) einen solchen ungleichen Wachsthumsprocess der beiden erwähnten Seitenzonen vor sich gehen, unter der Annahme, dass die rechte Zone gar nicht weiter wachse, so würden sich die Verhältnisse des Thieres, wenn die sagittale Achse zur doppelten Länge ausgewachsen ist, so gestalten, wie dies Fig. 1 *b* darstellt. Der After liegt etwas vor der Mitte der rechten Seite in der Mantelrinne und der um ihn befindliche Organkomplex gruppirt sich zu ihm wie früher, nur ist derselbe jetzt natürlich mit auf die rechte Seite gerückt. Der Darm, welcher weiter gewachsen ist, beschreibt nun die für die Gastropoden im Allgemeinen charakteristische Schlinge, indem sich der Mitteldarm nach rechts und vorn zum After wendet. Mit der Verschiebung der Kiemenganglien auf die rechte Seite musste sich natürlich auch der

Verlauf der zu ihnen ziehenden Hälften der Visceralkommissur ändern; die rechte Hälfte derselben ist nicht oder wenig ausgewachsen, die linke Hälfte dagegen etwas, indem die Strecke zwischen dem linken Pleuropedalganglion und dem nach rechts verrückten linken Kiemenganglion sich vergrößerte und ihr Verlauf muss sie nun natürlich ventral unter dem vorderen Theil des Schlundes nach rechts führen.

Dieses Stadium von der rechten Seite betrachtet, würde sich ungefähr so ausnehmen wie Fig. 3. Bei der Erwähnung dieser Figur möchte ich nochmals zurückkommen auf die Vorstellung, welche wir uns von dem ungleichen Wachsthum in der erwähnten gürtelförmigen Zone zu machen haben, da dies noch einiger Erläuterungen bedarf, welche an der Hand dieser Figur zu erledigen sind. Wir dürfen uns natürlich nicht vorstellen, dass die dorsalen und ventralen Grenzen der rechten Hälfte dieser Zone, in welcher das Wachsthum sistirt, etwa unvermittelt an benachbarte Partien mit gleichmäßig starkem Wachsthum anstießen, sondern die schmale gürtelförmige Zone der rechten Seite, innerhalb welcher das Wachsthum sistirt, wird nach Rücken und Bauch zu allmählich durch Regionen stärkeren Wachsthums in diejenigen mit normalem Wachsthum übergehen. Das Ergebnis wird dann unter diesen Umständen so sein, wie es Fig. 3 darzustellen sucht. Auf die rechte Seite des Stadiums, wie Fig. 1 *b* es darstellt, wird von der Basis der hinteren (ursprünglich linken) Kieme beginnend, ein keilförmiger Streif von Gewebe hereingewachsen sein (auf der Fig. 3 vertikal schraffirt), welcher von dem stärkeren Wachsthum der vor der linken Kieme der Fig. 1 *a* befindlichen Zone herrührt. Die innerhalb der beiden in Punktstrichmanier (Fig. 3) gezogenen Linien gelegene Partie, der rechten Seite der Mantelrinne ist aus der Zone zwischen Mund über die rechte Kieme bis zu der Basis der linken Kieme hervorgegangen, innerhalb welcher das Wachsthum von einer mittleren Partie, in welcher es ganz sistirte (auf der Figur punktirt), bis zu dem normalen dorsal und ventral fortschritt, welches normale Wachsthum an den beiden genannten Linien erreicht wurde. Dorsal und ventral von den beiden Strichpunktlinien verlief das Wachsthum in normaler Weise, so dass hier Alles symmetrisch geblieben ist.

Das Stadium der Asymmetrie, wiees Fig. 1 *b* darstellt, entspricht nun im Allgemeinen dem Bau, welchen die Tectibranchiaten unter den Opisthobranchiaten noch zeigen; in der Regel blieb jedoch die Verschiebung des Afters nach rechts bei diesen noch geringer. Die ursprüngliche linke Kieme ist bei den tectibranchiaten wie bei den

anisobranchiaten Prosobranchiaten beständig ausgefallen und damit auch der zugehörige Vorhof. Damit hängt es denn auch wohl zusammen, dass hier eine opisthobranchiate Lagerung des rechten erhaltenen Vorhofes und Herzens eintrat, indem sich das Herz, von einer linken Kieme emancipirt, weiter nach vorn an die Basis der allein erhaltenen rechten begeben konnte.

Lassen wir nun den beschriebenen ungleichen Wachsthumsprocess weiter fortschreiten, so kommen wir, wenn die Sagittalachse gegen die Fig. 1 *b* wieder um das Doppelte gewachsen ist, zu den Verhältnissen der Fig. 1 *c*. Alles an derselben ist von selbst verständlich und bedarf keiner weiteren Erläuterung, mit Ausnahme vielleicht des Verhaltens der rechten Visceralkommissur. Dieselbe ist so dargestellt, als wenn sie etwas an Länge zugenommen habe und dann naturgemäß eine nach hinten ausgebuchtete Schlinge bilden musste. Dass diese Schlinge sich über, d. h. dorsal auf den Vorderdarm schieben muss, ist dadurch klar, weil die rechte Kommissur, um zu dem zugehörigen Kiemenganglion zu gelangen, etwas aufsteigen muss. Doch hat die Darstellung, wie sie die Fig. 1 *c* giebt, für unsere weitere Entwicklung keine Bedeutung; wir können uns auch eben sowohl vorstellen, ich halte das sogar für das Naturgemäßere, dass die rechte Hälfte der Kommissur nicht weiter ausgewachsen ist, also noch einen ziemlich geraden Verlauf von dem rechten Pleuropedalganglion zu dem rechten Kiemenganglion nimmt. Lebende Gastropodenformen, welche dem Stadium der Fig. 1 *c* entsprächen, sind, so viel ich weiß, nicht bekannt.

Nachdem das Vorrücken des Afters so weit vollzogen ist, wie auf Fig. 1 *c*, tritt für die Ausbildung der Verhältnisse der Prosobranchiaten ein neues Moment in Thätigkeit, nämlich die Entwicklung einer Mantelhöhle. Wir dürfen zwar annehmen, dass dieselbe auch schon auf Stadien geringerer Verschiebung des Afters etc. angedeutet war, wie es die Tectibranchiaten verrathen, doch genügt es, wenn wir den Einfluss der Mantelhöhlenbildung von dem Stadium der Fig. 1 *c* aus betrachten. Die Bildung der Mantelhöhle vollzog sich in der Weise, dass die Partie der Mantelrinne, welche den After, die beiden Kiemen, die Nieren- und Geschlechtsöffnungen enthielt, nach hinten und etwas schief nach links einwuchs. Der Bereich dieser einwachsenden Region der Mantelrinne erstreckte sich noch etwas nach rechts über die ursprüngliche linke Kieme hinaus und eben so nach links über die ursprüngliche rechte Kieme, so dass der weite Eingang zur Mantelhöhle die gesammte Vorderregion der Mantelrinne

einnimmt (s. Fig. 1 *d*). Nachdem die Mantelhöhle eine gewisse Tiefe erreicht hatte, waren die Kiemen ganz in dieselbe aufgenommen und entsprangen nun von ihrer rechten und linken Wand. Der After findet sich jetzt ziemlich symmetrisch im Hintergrund der Mantelhöhle und ist naturgemäß ein beträchtlicheres Stück nach hinten gerückt wie die Kiemenursprünge, da die mittlere Partie des Mantelrinnentheils, welcher zur Mantelhöhle auswuchs, welche Partie eben den After enthält, natürlich am stärksten nach hinten auswachsen musste, um die sackförmig vertiefte Mantelhöhle zu bilden. Betrachten wir aber die Mantelhöhle, wie sie die ursprünglichsten Prosobranchiaten, z. B. Haliotis, besitzen, so finden wir, dass dieselbe noch beträchtlich weiter nach hinten auswachsen musste, um die Bildung zu erreichen, welche sie bei jenen erlangte. Diese weitere Vertiefung geschah aber ein wenig anders wie früher. Indem jetzt der Boden der Mantelhöhle und deren Seitentheile fortgesetzt nach hinten einwuchsen, das Wachsthum der Decke dagegen zwischen After und Eingang sistirte, blieb bei diesem Vorgang der After an seiner früheren Stelle stehen und gelangte also an die Decke der Mantelhöhle, in deren Mittellinie er sich bei den Zeugobranchiern findet. Von dem After nach hinten erstreckt sich demnach die Mantelhöhle ventral vom Enddarm. Dass das Herz bei diesem Auswachsen der Mantelhöhle mit nach hinten geschoben wurde und sich nun im Grunde derselben findet (s. Fig. 1 *d*), ist an und für sich ziemlich natürlich, erklärt sich aber noch specieller daraus, dass mit der Mantelhöhlenbildung auch eine Veränderung des Kiemenbaues eintrat, welche vielleicht als bestimmendes Moment bei dem Auswachsen der Mantelhöhle mitwirkte. Die Kiemen, die wir bei unserer Urform und noch auf dem Stadium der Fig. 1 *c* als federartige, frei sich erhebende Gebilde, ähnlich den Einzelkiemen von Chiton annahmen, erhielten sich auch zunächst als solche, wenn sie bei der Bildung der Höhle in diese verlegt wurden. Bei fortgesetzter Vertiefung der Mantelhöhle wuchsen aber die Kiemen an ihrem hinteren Ende unter Bildung neuer Kiemenblättchen lang aus, so dass sie bis an den Hintergrund der Mantelhöhle (z. B. Haliotis) reichen. Nur der vordere freie Theil der Kiemen einer Haliotis entspricht daher der Kieme der Urform, der hintere, an die Seiten der Mantelhöhle festgewachsene Theil ist dagegen durch eine Neubildung nach hinten zu entstanden. Diese Ausdehnung der Kiemen nach hinten erklärt denn, wie bemerkt, noch bestimmter die Rückverlagerung des Herzens.

Betrachten wir nun die Umgestaltung, welche die Visceralkommissur durch die in der geschilderten Weise verlaufende Bildung der Mantelhöhle erfahren musste. Ein Blick auf die beiden Fig. 1 *c* und 1 *d* macht dies klar. Bei dem Hinabrücken der linken Kieme in die Mantelhöhle (es ist immer die Bezeichnung der Urform beibehalten) erfährt die zu ihr gehende linke Visceralkommissur nur eine geringe Verlängerung und Lageverschiebung, sie zieht also wie früher ventral unter dem Vorderdarm zum linken Kiemenganglion. Die rechte Kieme dagegen hat bei der Vertiefung der Mantelhöhle ihren Weg schief nach links über den Vorderdarm auf die linke Seite genommen und führte also auch die rechte Visceralkommissur über den Darm nach links hinüber, zu dem an ihrer Basis befindlichen rechten Kiemenganglion. So erhalten wir denn in sehr natürlicher Weise, wie mir scheint, die Kreuzung der beiden Visceralkommissuren, welche für die Prosobranchiaten so bezeichnend ist. Bei der erwähnten stärkeren Verschiebung des Afters nach hinten in den Grund der Mantelhöhle wird natürlich die hintere Partie der Visceralkommissur, welche die beiden Kiemenganglien verbindet, beträchtlicher ausgezogen und die noch fortschreitende Vertiefung des Mantels, so wie die Rückverlagerung des Herzens, der Nieren und der Geschlechtsorgane wird es unschwer erklären, dass bei vielen Prosobranchiaten dieser hintere Theil der Visceralkommissur noch stärker ausgezogen wird, als es Fig. 2 von Haliotis zeigt.

Dass bei dem Einwachsen der Mantelhöhle und der Rückverlagerung des Afters, unter weiterem Auswachsen des Darmes eine nochmalige Schlingenbildung des letzteren in der Weise eintreten konnte oder musste wie es Fig. 1 *d* zeigt, ist sehr natürlich; der so entstandene Darmverlauf entspricht genau demjenigen, welchen wir bei Haliotis thatsächlich antreffen.

Auf den Fig. 1 *a* bis 1 *d* ist auch die Verschiebung des Herzens und seiner Vorhöfe, wie sie unter Voraussetzung der beschriebenen Vorgänge eintreten muss, dargestellt; es zeigt sich, dass das Herz dabei gleichfalls in die Lageverhältnisse gelangt, welche es zunächst bei den Zeugobranchiern aufweist. Speciell die vordere Aorta (*ao.a*) oder Arteria cephalica, welche bei der Urform, entsprechend Chiton und den Lamellibranchiaten, gerade nach vorn auf dem Darm verlief, erfuhr allmählich eine Biegung, unter Ausbildung einer nach rückwärts und ventral gerichteten Schlinge, deren allmähliche Entwicklung in den Fig. 1 *b* — 1 *d* deutlich hervortritt.

Die Morphologie der hinteren großen Eingeweidearterie der

Gastropoden (*a.p*) dürfte zur Zeit noch etwas fraglich sein, obgleich ich es für wahrscheinlich halte, dass sie der hinteren Aorta der Lamellibranchiaten oder einem Ast derselben zu vergleichen ist und dass ihr, bei den Gastropoden mit der vorderen Arterie gemeinsamer Ursprung auf einer Vorwärtsverlagerung ihres Anfangspunktes beruht, in Verbindung mit der ganz rückwärtigen Lage des Herzens bei den Urformen der Gastropoden, wie sie uns Chiton noch zeigt. Letzterer Umstand lässt aber auch noch die Möglichkeit zu, dass diese Eingeweidearterie von Anfang an ein Ast der vorderen Aorta war.

Auf Fig. 2 habe ich nach den trefflichen Untersuchungen von Lacaze-Duthiers[1] die allgemeinen Bildungsverhältnisse des Körpers von Haliotis und die Vertheilung der Nerven, mit Ausnahme hauptsächlich der Fußnerven und der des Cerebralganglions dargestellt. Einmal um an einem thatsächlichen Beispiel zu zeigen, dass unsere Ableitung wirklich zu Formen und Bildungsverhältnissen führt, wie sie vorkommen und um daran zweitens noch eine Bemerkung zu knüpfen über den Vorgang des asymmetrischen Wachsthums, den wir bei unserer Ableitung als wirksam voraussetzten. Wir mussten, wie geschildert, eine sehr beschränkte ringförmige Zone asymmetrischen Wachsthums annehmen, weil Fuß und Mantel wesentlich symmetrisch innervirt werden. Für den ersteren gilt dies ganz vollständig, für den Mantel in seiner größten Ausdehnung; denn wie die Fig. 2 zeigt entspringen aus den beiden Pleuropedalganglien symmetrisch die beiden äußeren Mantelnerven, welche den Mantelrand in ganz symmetrischer Verbreitung rechts und links umziehen, um hinten in der Mittellinie zusammenzutreffen. Dagegen ist, wie es unsere Ableitung verlangt, die Mantelhöhle asymmetrisch innervirt. Von den beiden Kiemenganglien entspringen die beiden inneren Mantelnerven, welche, wie ihre Verbreitung auf der Figur zeigt, die Decke und die seitlichen Theile der Mantelhöhle ihrer Seite innerviren. Diese Asymmetrie haben wir darauf zurückzuführen, dass der Theil der Mantelrinne, aus dessen Einwachsen die Mantelhöhle hervorging, seine Nerven aus den Kiemenganglien bezog, wesshalb denn auch die Innervirung der Höhle asymmetrisch werden musste. Dass diese Asymmetrie in der Innervirung der Mantelhöhle auch den Anisobranchiern zukommt, zeigen die genauen Untersuchungen von Lacaze-Duthiers an Vermetus[2]. Bei beiden genannten Proso-

[1] H. Lacaze-Duthiers, Mém. s. le syst. nerveux de l'haliotide. Ann. sc. nat. (Zool.) 4. s. T. XII. pag. 247.

[2] H. Lacaze-Duthiers, Mém. s. l'anatomie et l'embryogénie des vermets. Ann. sc. nat. (Zool.) 4. s. T. XIII. pag. 209.

branchiaten erhält der hintere Theil der Mantelhöhle noch einen oder mehrere Nerven aus dem hinteren Abschnitt der Visceralkommissur, was zu beweisen scheint, dass die Region um den After ursprünglich schon von diesem Theil der Kommissur versorgt wurde. Bei Vermetus entspringen solche Nerven in größerer Zahl von den beiden Hälften des hinteren Abschnittes der Visceralkommissur und erweisen, dass auch für diesen Theil der Mantelhöhle noch die perverse Innervirung gilt; bei Haliotis ist es nur ein einziger Nerv, der aus dem Abdominalganglion seinen Ursprung nimmt, für welchen daher eine perverse Vertheilung nicht feststellbar ist.

Diese Innervirungsverhältnisse der Mantelhöhle bei den Anisobranchiern werfen übrigens vielleicht auch noch einiges Licht auf deren Ableitung. Bekanntlich liegen Enddarm und After derselben weit rechts an der Decke oder Seite der Mantelhöhle und es findet sich allein die ansehnlich entwickelte ursprünglich rechte Kieme auf der linken Seite der Mantelhöhle. Man könnte nun annehmen, dass sich die Anisobranchier von Formen herleiteten, welche schon sehr frühzeitig, ähnlich wie die Tectibranchiaten, noch bevor sich der After und der Komplex der mit ihm wandernden Organe so weit nach vorn schoben und die Vertiefung einer ansehnlichen Mantelhöhle stattfand, die linke Kieme eingebüßt hätten und die Mantelhöhle also nur durch Einsenkung des Theils der Mantelrinne entstanden sei, welcher sich zwischen After und rechter Kieme (s. Fig. 1 *c*) ausdehnte. Wenn wir nun aber bei Vermetus und ähnlich wohl auch Cyclostoma nach Lacaze-Duthiers[1] finden, dass Boden und Seitentheile der Mantelhöhle in derselben perversen Weise innervirt werden, wie bei den Zeugobranchiern, so folgt daraus wohl auch, dass die Verhältnisse der Anisobranchier aus solchen hervorgegangen sein müssen, welche denen der Zeugobranchier ähnlich waren. Mit der Reduktion der ursprünglich linken Kieme rückten After und Enddarm durch stärkeres Wachsthum der linken Hälfte der Mantelhöhlendecke mehr nach rechts, während die Innervirungsverhältnisse von Boden und Seitentheilen der Mantelhöhle dieselben blieben wie früher. Eine genauere Verfolgung der Innervirung der Mantelhöhlendecke dürfte wohl eine Bestätigung dieser Anschauung geben.

Nachdem wir uns so Rechenschaft gaben, wie nach der vorgetragenen Auffassung der Prosobranchiatenbau entstanden sein wird,

[1] H. Lacaze-Duthiers, Otocystes des Mollusques. Arch. de Zoologie expérim. T. 1. pag. 97.

will ich noch zu zeigen versuchen, dass die Ontogenie damit im Einklang zu stehen scheint. Da ich mich früher einmal mit der Entwicklung von Paludina vivipara beschäftigte[1] und mir aus dieser Zeit noch einige Zeichnungen von Embryonen verschiedenen Alters zur Verfügung standen, so versuchte ich auf Taf. XII drei auf einander folgende Entwicklungsstadien, von der Zeit ab, wo sich der Mantel anlegt und der After noch symmetrisch liegt, bis zur Zeit, wo die Mantelhöhle ausgebildet ist und der After seine definitive Lage erreicht hat, in denselben Größenverhältnissen so über einander zu zeichnen, dass die Veränderungen, welche die einzelnen Körperpartien und Organe bei der Weiterentwicklung erfahren, sichtbar werden. Der roth gezeichnete jüngste Embryo hat einen noch fast ganz symmetrisch am Hinterende gelegenen After (*a*), einen noch undifferenzirten Mitteldarm (*md*), die Anlage des Ösophagus und eine eben gebildete Mantelfalte (*mr*), welche der späteren Kriechfläche des Fußes und wie diese der Vorn-Hintenachse, welche durch den Mittelpunkt des Velarfeldes (*vel*) und den After geht, nahezu parallel läuft. Ein folgendes, beträchtlich weiter entwickeltes Stadium wurde blau eingezeichnet. Der After (*a*) hat auf demselben schon seine Verlagerung nach vorn und rechts nahezu oder völlig erlangt, ohne dass sich dabei, wie die Figur zeigt, seine Entfernung vom Mund im geringsten geändert hätte. Die Annahme, welche wir also bei unserer Ableitung des Prosobranchiatenbaues machten, dass die Verlagerung des Afters und der mit ihm zusammenhängenden Organe auf der Sistirung des Wachsthums zwischen Mund und After auf der rechten Seite beruhe, wird von der Ontogenie bestätigt. Die von der Mantelfalte (*mr*) umzogene Dorsalregion ist zu einem ansehnlichen Eingeweidesack ausgewachsen und indem gleichzeitig die ursprünglich minimale Nackenregion, zwischen dem hinteren Rand des Velums (*vl*) und dem Vorderrand der Mantelfalte, ziemlich beträchtlich wuchs, hat sich die Ebene der Mantelfalte nicht unerheblich aus der anfänglich parallelen Stellung zur Vorn-Hintenachse erhoben, so dass sie mit derselben jetzt einen Winkel von etwa 45 Grad bildet. Die Kriechfläche des Fußes ist dagegen der genannten Achse ziemlich parallel geblieben.

Natürlich ist es ziemlich schwierig, feste Punkte zu finden, nach welchen die verschiedenen Embryonalstadien auf ein-

[1] O. Bütschli, Entwicklungsgesch. Beiträge. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 29. pag. 216.

ander orientirt werden können. Die wechselnden Stärken des Wachsthums an verschiedenen Stellen können ja die Lagebeziehungen der Theile zu einander so verändern, dass eigentlich Alles in Fluss befindlich erscheint. Ich habe bei der Aufeinanderbeziehung der Stadien die Achse, welche die Mitten von Mund- und After verbindet, als etwas Festes zu Grunde gelegt und glaube zu erkennen, dass ich damit im Wesentlichen das Richtige getroffen habe; noch richtiger wäre wohl gewesen, die Vorn-Hintenachse, d. h. diejenige, welche durch den Mittelpunkt des Velums und den After gelegt wird, bei sämmtlichen Stadien zur Aufeinanderbeziehung zu nehmen. Eine Vergleichung der Figur ergiebt aber, dass dadurch kaum eine nennenswerthe Lageverschiebung der beiden späteren Stadien zu dem ersten hervorgerufen würde.

Mit der Entwicklung des ansehnlichen Eingeweidesackes hat sich auf dem blauen Stadium der lange Vorderdarm und die Darmschlinge gebildet. Leber (*l*) und Magen (*m*) sind differenzirt.

Das dritte eingezeichnete Stadium (schwarz) lässt erkennen, dass während der Bildung der Mantelhöhle das allgemeine Wachsthum sehr gering ist, ja die Gesammtlänge scheint sogar verringert, weil der Eingeweidesack eine Umgestaltung erlitten hat, welche jedenfalls mit dem Einwachsen der Mantelhöhle in Verbindung steht. Indem letztere in der gesammten Ausdehnung der rechten Seite und von vorn eindrang, mit ihrem Grund etwas schief nach links gerichtet, drängte sie die Eingeweide nach unten, dem Fuß zu, und bewirkte dadurch, aller Wahrscheinlichkeit nach, die Umgestaltung des Eingeweidesackes, welche uns das letzte Stadium zeigt. Die Hinterwand desselben wurde durch die Eingeweide bruchsackartig nach unten, dem Fuß zu, vorgedrängt und, indem der Sack dabei selbst nicht bemerkbar wuchs, gleichzeitig seine Höhe verringert. Da das Einwachsen der Mantelhöhle jedoch etwas schief von rechts nach links und hinten vor sich ging, so rief dasselbe auch eine gewisse Verdrehung der Eingeweide hervor. Der Magen, welcher auf dem blauen Stadium noch vor und über der Leber lag, liegt jetzt links von derselben, auch Ösophagus und Dünndarm sind entsprechend gedreht worden. Es scheint fast, als wenn mit diesem schiefen Einwachsen der Mantelhöhle die erste Anlage zu der Torsion des Eingeweidesackes gegeben wäre, indem jetzt schon der nach dem Fuß zu schauende Bruchsack, in welchem Magen und Leber liegen, etwas nach rechts gewendet ist, den Beginn der Aufrollung zeigt. Der After ist mit der Einsenkung der Mantelhöhle ein wenig nach hinten in dieselbe gerückt.

Ich glaube nun, dass alle diese Ergebnisse der Ontogenie gut mit der vorgetragenen Theorie der Ableitung der asymmetrischen Verhältnisse der Prosobranchiaten harmoniren und bis zu gewissem Grade als Bestätigung derselben dienen können.

Da ich eben der schraubigen Aufrollung des Eingeweidesackes gedachte, welche bei den meisten Gastropoden sehr ausgebildet vorliegt, so mögen hier noch einige Worte über dieselbe gestattet sein. Wie ich früher bemerkte, scheint ein direkter Zusammenhang derselben mit der übrigen Asymmetrie nicht zu existiren, da sie ja durchaus nicht immer mit derselben verbunden ist und der Eingeweidesack von dem asymmetrischen Wachsthum, welches zu den geschilderten Verhältnissen der Prosobranchiaten führte, nicht berührt wird. Die Torsion des Eingeweidesackes ist etwas, was erst später eintrat, nachdem die übrige Asymmetrie vorhanden war. Der Vortheil der Aufrollung des stark auswachsenden Eingeweidesackes, speciell bei kriechenden Thieren, liegt ja auf der Hand, da derselbe in vielen Fällen gar nicht mehr zu tragen wäre, wenn er gerade auswüchse und sich nicht aufrollte. Immerhin lässt sich ein gewisser Zusammenhang der Torsion des Eingeweidesackes mit der übrigen Asymmetrie nicht leugnen, denn wir fanden, dass letztere durch stärkeres Wachsthum einer Region der linken Seite hervorgerufen wird; bei der gewöhnlichen schraubigen Aufrollung des Eingeweidesackes der Prosobranchiaten und der Gastropoden überhaupt spielt aber in gleicher Weise ein überwiegendes Wachsthum der linken Seite des Eingeweidesackes eine wichtige Rolle. Bekanntlich ist die schraubige Aufrollung des Eingeweidesackes der allermeisten Schnecken eine sog. läotrope (rechts gewundene der Conchiologen); finden wir aber ausnahmsweise dexiotrope Aufrollung, so ist auch die übrige Symmetrie eine umgekehrte, wie dies namentlich die Untersuchungen von Lacaze-Duthiers bei Pulmonaten zeigten[1]. Da auch das Verhalten des Nervensystems bei den dexiotropen Pulmonaten gerade umgekehrt ist, gegenüber den gewöhnlichen läotropen, so dürfen wir wohl schließen, dass auch die Chiastoneurie bei dexiotropen Prosobranchiaten eine umgekehrte sein dürfte. Mir ist nicht bekannt, ob jemals der Verlauf der Visceralkommissur bei dexiotropen Prosobranchiaten untersucht wurde[2].

---

[1] H. Lacaze-Duthiers, Du systéme nerveux des pulmonés aquatiques. Archives zoologie expér. T. I. pag. 437.

[2] Es wäre im Hinblick auf den Zusammenhang der Art der Chiastoneurie mit dem Modus der Aufrollung von besonderem Interesse das Nervensystem der läotropen Gattung Ampullaria und ihrer dexiotropen Verwandten La-

Die schraubige Aufrollung des Eingeweidesackes muss, wie leicht verständlich, von einem ungleich vertheilten Wachsthum des Mantelrandes hervorgerufen werden, denn dieser ist ja bekanntermaßen der Sitz des Weiterwachsthums des Eingeweidesackes. Die vom Eingeweidesack umschlossenen Organe kommen bei der Aufrollung wohl kaum in Frage, da sie auf die Bildung des Mantelrandes keinen Einfluss üben und eine spätere Veränderung des Sackes wegen der Festigkeit der Schale ausgeschlossen erscheint. Das Wachsthum des Mantelrandes in die Breite, resp. die Erweiterung der Basis des Eingeweidesackes, oder was dasselbe ist, der Mündung der Schale, geschieht durch gleichmäßiges Wachsthum, was sich daraus ergiebt, dass die Gestalt des Mantelrandes oder der Schalenmündung fortdauernd der anfänglichen ähnlich bleibt. Dagegen ist das Höhenwachsthum, d. h. das Wachsthum in der Richtung nach der Spitze des Eingeweidesackes, an verschiedenen Punkten des Mantelrandes verschieden intensiv, worauf eben die Aufrollung zurückzuführen ist. Zunächst findet sich ein Maximum des Wachsthums am vorderen Rande des Mantels (s. Fig. 4). Würde die Intensität zu beiden Seiten dieses Maximums gleichmäßig bis an den hinteren Mantelrand abnehmen, so erfolgte eine symmetrisch spiralige Aufrollung des Eingeweidesackes in der Mittelebene und nach unten, wie sie gewissen Heteropoden (Atlanta, wenigstens die jüngeren Umgänge) wirklich zukommt und bei Planorbis nahezu vorhanden ist. Nun ist aber bei den allermeisten Gastropoden die Abnahme der Wachsthumsintensität von vorn nach hinten an den Seiten des Mantelrandes keine gleichmäßige, sondern erfolgt links langsamer wie rechts, so dass das Höhenwachsthum auf der linken Seite im Allgemeinen intensiver ist wie rechts. Die Fig. 4 soll ein Beispiel solch ungleicher Vertheilung der Wachsthumsintensitäten auf die verschiedenen Punkte des kreisförmig gedachten Mantelrandes (die ausgezogene Linie) geben. Die radialen punktirten Linien, welche dem Mantelrand aufgesetzt sind, stellen die Intensitäten des Wachsthums an den verschiedenen

---

nistes zu untersuchen. Auch die eigenthümlichen Kiemenverhältnisse von Ampullaria (es soll sich eine große rechte Kieme und eine rudimentäre linke finden) machen genauere Feststellungen über ihr Nervensystem recht wünschenswerth. Die Darstellung, welche Ihering (l. c.) von demselben giebt, ist ohne Zweifel unvollständig, da die eigentliche Visceralkommissur gar nicht verfolgt wurde. Die Mittheilungen Troschel's (Archiv f. Naturgesch. 1845, Bd. I), die nicht recht verständlich sind, wie Ihering mit Recht bemerkt, scheinen mir aber doch so viel zu beweisen, dass auch hier eine bis an das Herz zurückverlaufende Visceralkommissur vorhanden ist.

Punkten dar. Eine Folge des stärkeren Höhenwachsthums auf der linken Hälfte des Mantelrandes ist nun, dass die spirale Aufrollung nicht mehr symmetrisch in der Mittelebene geschieht, sondern die Spitze des Eingeweidesackes allmählich nach rechts aus der Mittelebene des Thieres heraustritt und die Aufrollung so zu einer schraubigen, nämlich einer läotropen wird. Bei der dexiotropen Aufrollung ist natürlich das Wachsthum auf der rechten Seite des Mantels größer wie auf der linken; die Spitze des Eingeweidesackes tritt also nach links aus der Mittelebene und die Schale wird dadurch zu einer dexiotropen Kegelschraube.

Heidelberg, im Januar 1886.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XI.

Fig. 1 *a* — 1 *d*. Allmähliche Entwicklung einer zeugobranchiaten Prosobranchiate (etwa Haliotis) aus einer symmetrischen Urform 1 *a*.

Die Buchstabenbezeichnungen der vier Figuren haben folgende Bedeutung.
a After, *ao.a* vordere Aorta (Arteria cephalica), *a.p* Eingeweidearterie, *gc* Cerebralganglion, *gpp* Pleuropedalganglion, *fr* Fußrand, *lk* linke Kieme, *lkg* linkes Kiemenganglion, *lv* linker Vorhof, *m* Magen, *mr* Mantelrand, *mhr* Mantelhöhlenrand auf Fig. 1 *d*, *rk* rechte Kieme, *rkg* rechtes Kiemenganglion, *rv* rechter Vorhof. Die eigentliche Erklärung der Figuren ist im Text zu suchen.

Fig. 2. Ansicht von Haliotis tuberculatus von der Rückseite. Die Nerven, welche von den Pleuropedalganglien ausgehen, sind eingezeichnet, eben so einige der Hauptnerven, welche von der Visceralkommissur entspringen. Die auf der Figur eingetragenen Bezeichnungen machen diese Nerven, so wie die allgemeinen Verhältnisse hinreichend verständlich, so dass eine weitere Beschreibung unnöthig erscheint. Nach Lacaze-Duthiers, Annales des sciences nat. (Zoologie 4 s.) T. 12.

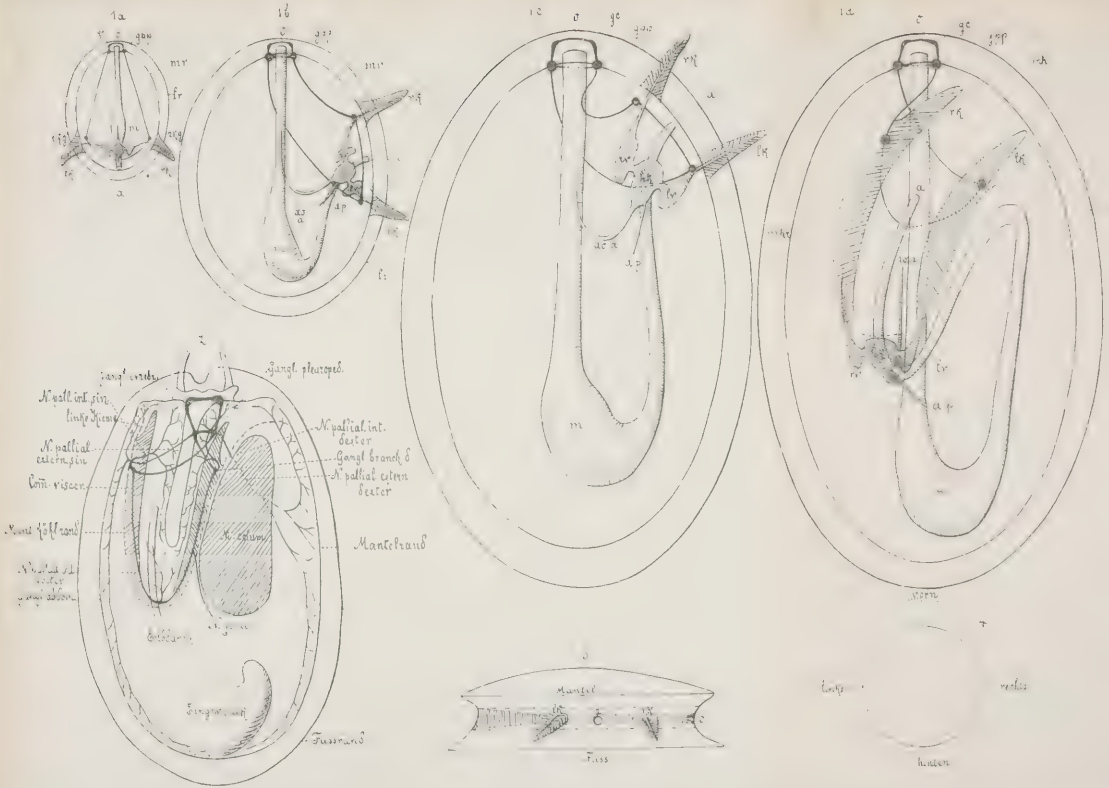
Fig. 3. Stadium der Entwicklung wie Fig. 1 *b*, von der rechten Seite gesehen. Die Bezeichnungen sind dieselben wie auf den Fig. 1 *a* — 1 *d*. Die Zone, innerhalb welcher das Wachsthum auf der rechten Seite, zwischen linker Kieme und dem Mund, sistirt, ist punktirt. Das von der ursprünglich linken Seite, zwischen linker Kieme und Mund, auf die rechte Seite herüber gewachsene Stück ist vertikal schraffirt. Die beiden durch Strichpunkte angedeuteten Linien bezeichnen die Grenzen, wo das ungleiche Wachsthum der beiden Seiten dorsal und ventral in das Normale, Symmetrische übergeht.

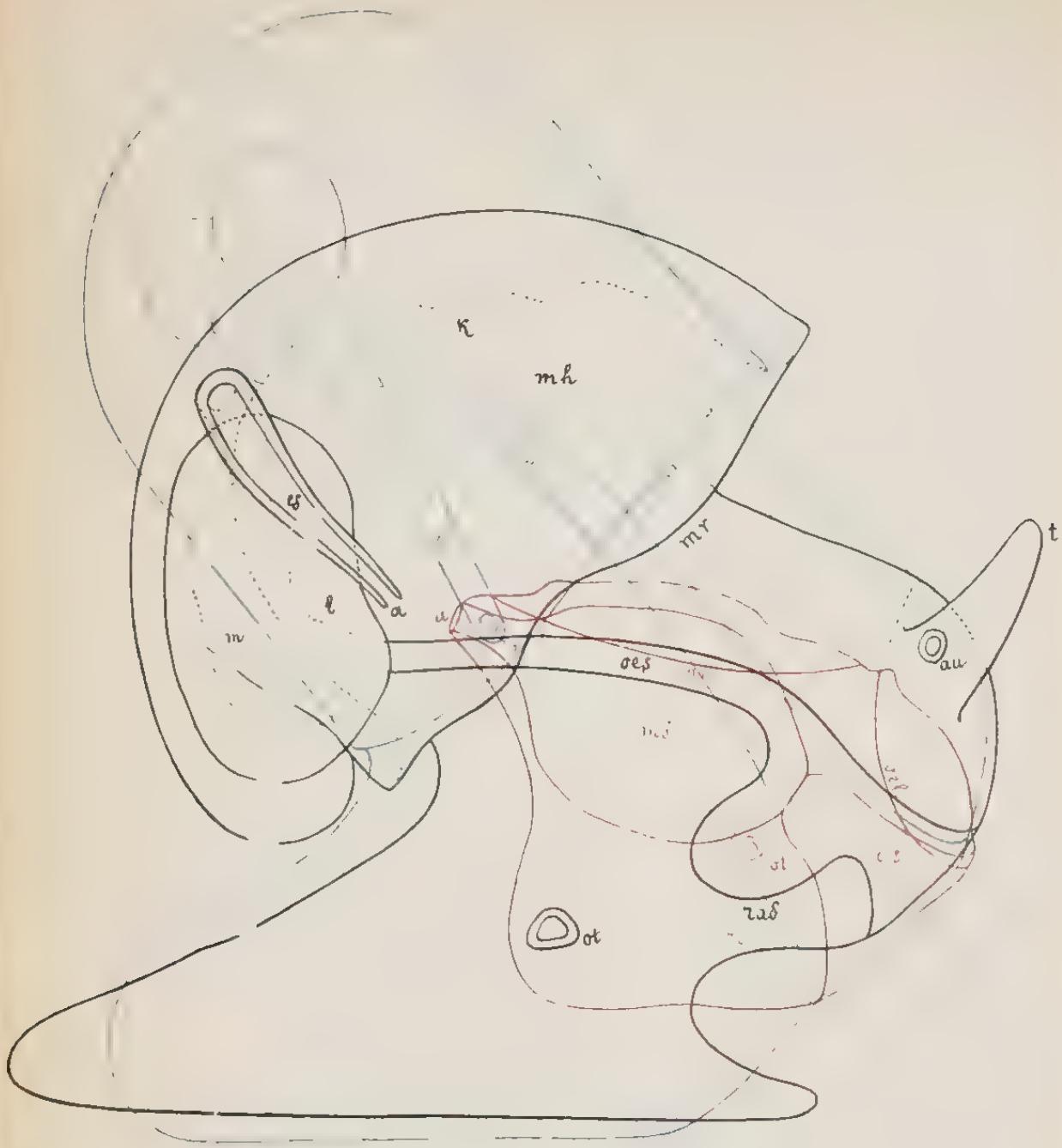
Fig. 4. Soll die ungleiche Vertheilung der Intensität des Höhenwachsthums an dem Mantelrand (die kreisförmige ausgezogene Linie) einer Gastropode versinnlichen, welche Ungleichheit zu der gewöhnlichen läotropen Aufrollung des Eingeweidesacks führt. Die punktirten, radial auf den Mantelrand aufgesetzten Linien bezeichnen durch ihre Länge die verschiedene Intensität des Höhenwachsthums.

Tafel XII.

Zeigt drei verschiedene Entwicklungsstadien von Paludina vivipara von der rechten Seite in entsprechenden Größenverhältnissen in einander gezeichnet, um die auf einander folgenden Veränderungen und Lagebeziehungen darzustellen. Das jüngste Stadium roth, das mittlere blau und das entwickeltste, schwarz. Die Buchstaben haben folgende Bedeutung:

a After, *au* Augenblase, *ed* Enddarm, *k* Kiemenblättchen, *l* Leber, *m* Magen, *md* Mitteldarm (auf dem rothen jüngsten Stadium), *mh* Mantelhöhle, auf dem ältesten schwarzen Stadium, ihre Ausdehnung ist durch eine punktirte Linie angegeben, *mr* Mantelrand, *oes* Ösophagus, *rad* Radulatasche, *t* Tentakel, *vel* Rand des Velums.


Ganglion cerebr.
Ganglion pleuroped.
N. pallial. int. links
N. pallial. int. dexter
N. pallial. extern. links
Ganglion branch δ
N. pallial extern. dexter
Comm. viscer.
Mantelrand
Fussrand
Mantel
Fuss
links
rechts
hinten



O. Butschli autogr.

Verl. v. Wilh. Engelmann, Leipzig

Lith. Anst. v. Werner & Winter Frankfurt a/M.

The origin of the Corpus Callosum, a contribution upon the Cerebral Commissures of the Vertebrata[1].

By

Dr. Henry F. Osborn,
Professor of Comparative Anatomy, Princeton College U. S. A.

With plates XIII, XIV and 2 figures.

In the lamina terminalis of the brain of the Amphibians and of most Reptiles and Birds are found two commissures which connect the Cerebral hemispheres. The lower of these passes lateralwards into the brain stem; the upper bends upwards and forwards passing above or in front of the foramina of Monro into the inner mantle. A division has long been known to exist in the anterior commissure of the mammalian brain into two parts, known respectiorly as the Pars olfactoria and Pars temporalis and it is generally held that the upper and lower commissures in the sub-mammalian orders correspond respectively to these two parts of the mammalian anterior commissure. It is the object of this paper to show that the upper commissure in the Amphibian and Sauropsidan brain represents the corpus callosum while the lower commissure represents the anterior commissure.

[1] Obgleich das Morphologische Jahrbuch nur zur Publikation deutsch geschriebener Artikel bestimmt ist, glaubte der Herausgeber in der Aufnahme dieses Artikels im englischen Originaltext eine Ausnahme machen zu dürfen, für welche es dem Interessentenkreis des Jahrbuches gegenüber wohl keiner besonderen Rechtfertigung bedarf.

As the above theory differs widely from those which are now current, it will be necessary to review the recent papers which bear directly upon this subject without attempting to collect a complete bibliography of the extensive past literature. In this review as in the discussion which follows, are included the fishes, although I have not as yet had the means of reaching any conclusions as to the exact homologies between the cerebral commissures in this and in the higher classes.

Fishes.

In the Selachian brain Miklucho-Maclay (1870, pag. 7), described the union of the forebrain by a commissural system which he compared to the primitive layer of the entire commissural system of the higher vertebrates, viz. commissura anterior, fornix and corpus callosum. He adds (pag. 29), that this homology had already been suggested by Kollmann[1].

Rohon (1877, pag. 31) without commenting upon Miklucho-Maclay's suggestion describes, in the fore brain of the Selachians, a compact transverse fibre system which he compares to the commissura anterior but does not state whether it consists of more than one distinct bundle.

Fritsch (1878, pag. 49, figs. 30, 31 and 38) gives a more precise description of these commissures in the brain of the Teleosts (Scorpaena and Serranus). They consist of three bundles: (1) The uppermost is the inner olfactory nerve tract, the fibres of which form a chiasma immediately in front of the commissura anterior, and which is compared to the crossing olfactory tracts observed by Meynert. Attention may be called to the fact that this tract and chiasma lie in front and not above the anterior commissure, which Fritsch's figures and description indicate plainly enough. (2) The second is a strong bundle of white fibres which bends forwards, passing above the cerebral peduncles upon either side into the lateral parts of the brain stem, and representing the anterior commissure. (3) The third bundle lies behind and somewhat beneath the second, bends backwards laterally, and cannot be homologized with the anterior commissure.

Mayser (1882 pag. 271) gives a brief description of the anterior commissure in the Cyprinidae as follows: »Der faserige Theil der

[1] Entwicklungsgeschichte der Adergeflechte. 1861. pag. 11.

Commissura anterior besteht bei den Cyprinoiden aus einem größeren dorsalen Abschnitt, (1) der eigentlichen Kommissur der Hemisphären und einem von letzteren wohl getrennten, schwächeren ventralen (2), dem Homologon der Pars olfactoria der Commissura anterior der Säuger.«

Bellonci's observations (1882 pag. 557 and 1883 pag. 193), are of great interest here, because he uses them to support his theory of the Amphibian commissures which is quite opposed to that which I offer. In Anguilla he finds two olfactory tracts, the internal and external. (1) The internal forms two bundles, one passing back into the hemisphere of the same side, the other forming a chiasma with the corresponding bundle of the opposite side. From this »olfactory chiasma« the fibres pass into the region of the origin of the optic nerve. (2) The external bundle also divides into two parts, one disappearing in the hemisphere of the same side, the other forming a true commissure which unites the olfactory bulbs (pars olfactoria?). (3) Immediately below these bundles is the commissure proper of the hemispheres, the commissura transversale.

Rabl Rückhard (1883 pag. 301) criticizes the views of Fritsch and Mayser, differing from both. In the Trout (*Trutta*), he describes three bundles composing the cerebral commissures. (1) The most dorsal of these passes upwards and forwards into the olfactory lobes and is homologous with the Pars olfactoria of the anterior commissure. (2) The large middle bundle spreads out horizontally into the Central lobe[1] where its fibres consisting of several groups intercalate with those of the cerebral peduncles. This bundle is homologous with the pars temporalis of the anterior commissure. (3) The lower bundle also spreads laterally but cannot be followed far and cannot be compared to any part of the anterior commissure.

Amphibia.

Among the older authors Leuret and Blattmann both described the corpus callosum in the Amphibian brain, but so indefinitely that it is difficult to determine to what structure they referred. Reissner however (1864 pag. 98) found the upper and lower bundles in the

[1] This Author has shown that the hemispheres of the Teleosts are not homologous with the entire hemispheres of higher vertebrates but only with a portion of the same, the stem (corpora striata), united with the olfactory lobes; the mantle being represented by the thin epithelial pallium.

lamina terminalis of Rana. He figured them very accurately and compared the uppermost, from its relations, to the corpus callosum: »Da es die Lobi cerebrales unter einander verbindet, lässt es sich wohl als Andeutung eines Corpus callosum ansehen.« To the lower bundle he did not give any further designation.

Stieda (1870 pag. 36 and 46) confirmed Reissner's observation but regarded the two bundles in the Frog's brain as both belonging to the anterior commissure and, as far as I know, was the first to suggest the homology which has since been generally adopted: »Ich fasse das obere Bündel nicht als Corpus callosum, weil die Lagerung desselben am Boden der gemeinschaftlichen vorderen Hirnhöhle mir zur sonstigen Lage des Corpus callosum nicht recht passen will. Mir vielmehr scheint es, als ob beide Querbündel der Commissura anterior der Säuger nach Lage und Aussehen sehr bequem zu vergleichen sind; das untere Bündel würde dann dem in die Corpora striata, das obere Bündel dem nach vorn in die Tubercula olfactoria hineinziehenden Theil entsprechen.« I may call attention to the fact that this interpretation was founded upon an observation of the course of the upper bundle fibres regarding which the author himself spoke very doubtfully (pag. 37). This fact has been overlooked by subsequent writers (cf. Mihalkovics 1875).

Goette's hypothesis (1875) that the union of the olfactory lobes in the Batrachia represents the first step towards the septum in which the corpus callosum appears, was shown by Gegenbaur (1874) to be entirely untenable.

Bellonci's (1882 and 1883 pag. 194) observations upon Rana accompany his interesting papers upon the commissural and other relations between the olfactory lobes and the hemispheres. (1) There is a lower internal olfactory tract which extends backwards and forms an incomplete chiasma (this is not figured). (2) From the upper part of the olfactory region, where the olfactory lobes pass insensibly into the hemispheres, a tract of delicate fibres takes origin and extends backwards, with its concavity inwards, joining the median plane above the anterior commissure of which it forms the superior bundle, »chiasma olfactoriae« (pars olfactoia). This tract is in part a true commissure, in part an intercrossing of fibres, from which chiasma fibres issue in the direction of the anterior optic ganglion. »Toute fois c'est un entrecroisement de fibrilles plutôt qu'un veritable commissure« (1882 Taf. II Fig. 6). (3) The lower bundle of the anterior commissure extends transversely and is truly commissural. There

is also a chiasma of the inner peduncular tracts which extend forward to the olfactory lobes.

In my papers upon the brain of Amphiuma (1883) and Menopoma (1884), I accepted Stieda's views regarding the anterior commissure in part, but confused the lower bundle with the crossing of the inner peduncular tracts, which takes place just beneath it, as described and figured by Bellonci.

Rabl-Rückhard (1883 pag. 303) independently of Bellonci's Memoir adopted Stieda's view of the homologies of the upper and lower bundles. He observes as a difficulty in this comparison that while the Pars temporalis of the higher vertebrates reaches the temporal lobes, with doubtful connections with the central lobe (corpora striata), in the Amphibia its fibres terminate in the central lobe thus forming a commissure of the brain stem.

Bellonci was the first to prepare and figure sections in the plane of the upper bundle of Rana and present the new view that this is rather a chiasma than a commissure and has a posterior connection with the optic region, as in the case of his »olfactory chiasma« in Anguilla. His mention of the inner olfactory tract is also new. As regards the lower bundle this author agrees with Stieda and Rabl-Rückhard.

Reptiles.

Stieda (1875 pag. 66) described in the brain of the Turtle, Emys europaea, similar upper and lower bundles uniting in the lamina terminalis. The lower bundle he found to disappear laterally in the brain stem while the upper extended forwards into the inner mantle. »Der untere quere Theil der Kommissur dürfte der sogenannten Commissura anterior, der obere dem Corpus Callosum im Gehirn der Säugethiere zu vergleichen sein.« It is singular that this author did not remark the similarity of this upper bundle with that in the Amphibia and compare the latter also with the corpus callosum.

Rabl-Rückhard (1878 pag. 364) described in the lamina terminalis of the Alligator brain, an upper bundle, but failing in material, did not observe a lower bundle. The former from uncertainty as to its real homology was named commissura palii anterior since it supplied the inner walls of the hemispheres. Recognizing its identity with Stieda's upper bundle in the Turtle he differed from this author in regard to its homology, on the ground that it corresponds

with the corpus callosum neither in position, nor does this view accord with the facts of the development of the corpus callosum. He inclined rather to compare it with the commissural portion of the fornix, although this was also uncertain. The same author (1881 pag. 282), described the lower bundle in Psammosaurus as consisting of fibres connecting the brain stem of the opposite sides, and besides this, fibres passing from the stem region of one side to the medial mantle of the other forming the chiasma partis olfactoriae, (pars olfactoria). The hemispheres are further connected by a commissure in the roof of the 3rd ventricle behind the foramina of Monro, which passes laterally downwards into that part of the wall of the hemispheres which may be compared to the cornu ammonis. This he considers a rudiment of the fornix, or the commissure of the cornu ammonis (Forel).

Later (1883 pag. 304) this author writes as follows: »Die beiden Abschnitte der Commissura anterior finden sich überall, bei den Reptilien, bei den Sauriern namentlich prächtig entwickelt, schwächer beim Alligator . . . . Als letztere (Pars olfactoria) kann überall nur dasjenige Bündel gelten, welches nach vorn zu in den Mantel des Stirnhirns einstrahlt und hier wahrscheinlich weiter zieht; während dieser Mantel zur Wand des hohlen Riechlappens wird.« This was partly written upon the authority of Mihalkovics (1875) who spoke against Stieda's view of the upper bundle in the Turtle upon the sole ground of Stieda's very doubtful observation of the course of the similar upper bundle in the Amphibia.

Rabl-Rückhard's observations, which are only preliminary to a fuller treatise, are of especial value as showing the invariable division of the cerebral commissures throughout the Reptiles, as I have found them throughout the Amphibia, into well distinguished upper and lower bundles. It will be observed however that he offers no positive observation upon the distribution of the upper bundle.

Birds.

I owe to Stieda's bibliography a reference to the very interesting paper upon the brain of the Duck, written by Meckel in 1816 (1816 pag. 73). The accuracy of observation which distinguished this author enabled him to discern above the anterior commissure a very small bundle, about $^1/_6$ as large: »Biegt man die Hemisphären von vorn nach hinten so weit aus einander, dass man im Grunde der Spalte

die vordere Kommissur als einen weißen Faden sieht, so hat man auch das Corpus callosum vor Augen, denn ganz dicht über ihr (comm. ant.) bemerkt man einen zweiten sehr feinen Faden, der mit ihr parallel geht . . . Geht das genannte Blättchen für sich nicht weiter, sondern verliert sich am unteren und hinteren Rande der strahligen Scheidewand, mit deren Fasern innig gemischt.« The author gives his grounds which are very good for this homology and accompanies the description by two excellent figures. He also describes accurately the anterior commissure. This observation was not confirmed by subsequent authors.

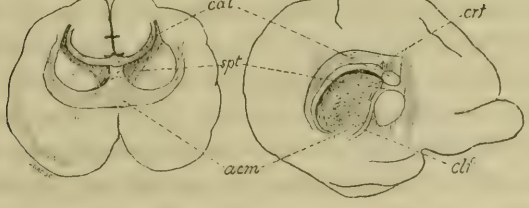
Stieda (1870) failed to find such a bundle in the brain of the Duck, Goose or Sparrow and left the question of the presence of the corpus callosum in the birds as doubtful.

Mammals.

The observations of Flower (1865 pag. 6) and Sander (1868 pag. 716), upon the cerebral commissures in the Marsupialia and Monotremata have an important bearing upon the ancestral origin of these structures, yet I find little or no reference to them in recent papers. The brains of these lower mammals indicate what we are to look for as the primitive condition of the corpus callosum and anterior commissure. By comparing the highest marsupial (Macropus) with the lower marsupial (Didelphis) and then with the monotreme brain (Echidna), we obtain reversed stages of development which enable us to predict what the next lower stage will be found to be.

Flower observes that the lesser proportions of the corpus callosum, in the Marsupials, are compensated for in a remarkable manner

Fig. 1.



Sagittal and transverse sections of the Brain of Echidna, 1/2 (after Flower). *cal* corpus callosum. *acm* anterior commissure. *clf* columna fornicis. *crf* Crura fornicis. *spt* Septum.

by the immense size of the anterior commissure. The fibres of the former bundle radiate over the whole of the inner wall, while those

of the latter supply the ventral and outer and part of the upper wall of the hemispheres. There can be little doubt that the development of the anterior commissure is in a measure complementary to the that of the corpus callosum. That this development is also in a measure independent of the size of the olfactory lobes is shown by the fact that these bodies in some mammals, the hedgehog for example, are larger than in some of the marsupials yet the anterior commissure is smaller[1]. In the Monotremes the corpus callosum is even smaller than in the marsupials, and there is also a great reduction of the septum (lamina terminalis), whereby the convex lower surface of the corpus callosum is almost in contact with the upper part of the anterior commissure.

Sander confirmed Flower's observations and in horizontal sections of the brain of Didelphys showed that while there is a well marked bundle of the anterior commissure which enters the olfactory lobes (pars olfactoria), the greater part of the commissure spreads out in the whole region of the frontal lobe which in the higher mammals is supplied by the corpus callosum. The septum pellucidum and fifth ventricle are absent (Macropus, Didelphys). The forward division of the anterior commissure contains elements which disappear in the higher mammals.

Meynert (1871) observed that a further reduction of the Pars olfactoria takes place pari-passu with the decrease in the size of the olfactory lobes.

Ganser (1878 pag. 279) observed that the Pars olfactoria in the Rabbit's brain contained commissural fibres of the olfactory lobes only; but this observation proved to have been founded upon an imperfect experiment and in a second paper[2] he showed that this bundle also supplies the anterior portion of the hemispheres.

From the above we may deduce the following in regard to the primitive condition of the cerebral commissures in the lower mammals: (1) That the distribution of the corpus callosum is chiefly upon the inner wall of the hemispheres, and that this bundle is as small or smaller than the anterior commissure. (2) That the pars olfactoria constitutes the principal part of the anterior commissure and supplies a considerable area of the hemispheres as well as the olfactory lobes.

[1] This observation has been confirmed by Ganser (1878, pag. 298) who does not however seem to have known of Flowers paper.

[2] I have not seen this paper, and learned this from Professor Gudden.

(3) That the interval between the corpus callosum and anterior commissure is reduced so that these bundles are nearly in contact. (4) There is no septum lucidum.

A general summary of the conclusions of recent authors upon the cerebral commissures in the sub mammalian orders is as follows: (1) The corpus callosum is wanting and the fornix, if at all, is represented by a small commissure in the roof of the ventriculus communis (Rabl-Rückhard, Bellonci). (2) The external olfactory tract, a commissure of the olfactory lobes, the upper bundle in the Amphibia and Sauropsida, represents the Pars olfactoria. (3) A commissure of the brain stem, the lower bundle, represents the Pars temporalis, from the fishes upwards. (4) The internal olfactory tract forms a chiasma, and this is sometimes true of the external olfactory tract (Bellonci).

Upon theoretical grounds the following objections arise against this interpretation of the distribution and homologies of the cerebral commissures. It places the course of the pars olfactoria, in the upper internal portion of the mantle, and towards the corresponding region of the olfactory lobes, a condition which is represented neither in the embryonic nor adult position of this bundle in the mammalian brain where its course is chiefly in the brain stem towards the lower external area of the olfactory lobes. The pars temporalis, according to this theory is a commissure of the brain stem, from its earliest development, whereas in the mammalia, according to our present knowledge, it belongs to the temporal region, which is a portion of the mantle. The greater part of the brain mantle is thus left without any commissural supply, although in the lowest mammals, as we have seen, the commissural supply extends to the inner wall and the greater part of the lower and outer wall of the hemispheres. We thus have to account for the origin of a new principle highly characteristic of the mammalian brain viz. the union of corresponding portions of the mantle of the two hemispheres by commissural fibres.

But theoretical considerations however plausible, do not constitute comparative anatomy, and the question really turns upon the actual distribution of the fibres of the upper and lower bundles in the lower vertebrata. It is upon this distribution that I venture to ground the homologies presented in this paper.

Bibliography.

Bellonci, 1882. Intorno alla struttura e alla connessioni dei lobi olfattorii negli Artropodi superiori e nei vertebrati. R. Academia dei Lincei. Memorie, XIII con 2 tav. 1882.

—— 1883. Sur la structure et les rapports des lobes olfactives dans les Arthropods supérieures et les vertébrés. Archiv. Italiennes de Biologie, 1883.

Flower, 1865. Upon the Cerebral Commissures in the Marsupialia and Monotremata. Philosophical Transactions, 1865.

Fritsch, 1878. Untersuchungen über den feineren Bau des Fischgehirns. Berlin, 1879.

Ganser, 1878. Über die vordere Hirnkommissur der Säugethiere. Archiv für Psychiatrie. Band IX.

Gegenbaur, 1874. Morphologisches Jahrbuch. Band I.

Goette, 1875. Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig, 1875.

Mayser, 1882. Vergleichend-anatomische Studien über das Gehirn der Knochenfische (Cyprinoiden). Zeitschr. f. wiss. Zool. Band 36. 1882.

Meckel, 1816. Deutsches Archiv für die Physiologie. Band II, 1816.

Mihalkovics, 1877. Die Entwicklungsgeschichte des Gehirns. 1877.

Miklucho-Maclay, 1870. Beiträge zur vergleichenden Neurologie der Wirbelthiere. Leipzig, 1870.

Osborn, 1883. Preliminary observations upon the Brain of Amphiuma. Proc. Phila. Acad. Nat. Sciences. July, 1883.

—— 1884. Preliminary observations upon the Brain of Menopoma and Rana. Proc. Phila. Acad. October 1884.

Rabl-Rückhard, 1878. Über das Centralnervensystem des Alligators. Zeitschr. f. wiss. Zool. Band 30. 1878.

—— 1881. Über das Vorkommen eines Fornixrudiments bei Reptilien. Zool. Anzeiger 1881. pag. 281.

—— 1883. Das Großhirn der Knochenfische und seine Anhangsgebilde. Archiv f. Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1883. pag. 278—322.

Reissner, 1864. Bau des Centralnervensystems der ungeschwänzten Batrachier. Dorpat, 1864. Text u. Atlas.

Rohon, 1877. Das Centralorgan des Nervensystems der Selachier. Wien, 1877. Denkschr. d. Wien. Akad. Math. Nat. Kl. Band 38.

Sander, 1866. Über Faserverlauf und Bedeutung d. Comm. cerebri anterior bei den Säugethieren. Archiv f. Anat. u. Physiologie 1868.

Stieda, 1870. Studien über das Centralnervensystem der Wirbelthiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 20. 1870.

—— 1875. Studien über das Centralnervensystem der Reptilien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 25. 1875.

Descriptive Part.

Teleosts [1].

The interlobular commissures in the Teleosts traverse different portions of the ridge which connects the cerebral lobes. This ridge lies in the ventriculus communis and, in the Cyprinidae (Cyprina carpio), extends to about $^1/_2$ the height of the cerebral lobes, and lies opposite the boundary of the hemispheres and thalami (fig. 3). As observed by RABL-RÜCKHARD we do not find any line of demarcation between the olfactory and cerebral lobes. The olfactory nerves arise from the antero-internal angle of the hemispheres, and in the carp's brain, this region (olf. fig. 2), is fairly well defined as the olfactory centre by its fibre tracts and by a differentiation in the character of the cells. The olfactory lobes are not well defined from the hemispheres. The entire ridge between the hemispheres is largely composed of fine transverse fibres. Among these we may distinguish six distinct tracts. Two of these tracts may be considered together as unmistakeably associated with the olfactory lobes; a third may be doubtfully added to this group. The remaining three seem to form a commissural group of the hemispheres proper.

I. Commissural fibres of the hemispheres. These are divided into three bundles. The lowest *cm'* (fig. 1) is the smallest and the least defined and in carmine preparations it can only be clearly seen in transverse sections. Unlike the other bundles it lies beneath the cerebral peduncles. Its delicate fibres pass upwards and

[1] Note upon the Methods pursued. My principal object was to procure continuous series of sections in three planes, horizontal, transverse and sagittal. The brains were hardened in MÜLLER's fluid, placed in running water and gradually transferred to 90% Alcohol, through weaker grades. Staining was in toto by immersion from 7 to 10 days in Ammonia carmine. Imbedding in Paraffin by the chloroform process for the small brains, and clove oil, turpentine, for the large brains. Using JUNG's Microtome, the largest size is preferable. The series were adhered to the slide by MAYER's admirable method. I believe that the results obtained by the Ammonia carmine staining, while perhaps less brilliant than those obtained by other Methods, are more reliable. My earlier preparations of the Amphibian brain were after CALBERLA's method of imbedding in an egg mass and cutting in spirit. This mass however sometimes diminishes the brilliancy of the staining by chemical action. The paraffin method requires, in brain sections, more skill and practice, but when once acquired, faultless section series of $^1/_{70}$ mm in thickness and 12 mm surface measurement may be cut in ribbons and prepared very rapidly.

forwards and scatter beneath the peduncles. The middle bundle of this group *cm''* (figs. 1, 3 and 5), is sharply defined, and form sa compact bundle of large fibres, extending directly outwards and slightly forwards. After subdividing, it enters a network of fine fibres which is traversed by the cerebral peduncles. The upper bundle is much the largest. Immediately in front of it is a smaller bundle which for reasons given below I have placed with the olfactory commissural group. The main upper bundle *cm'''* (figs. 1, 4, 5), is composed of fine fibres among which are a few scattered nuclei. The bundle has a faint division into two parts; the upper part spreads upwards directly into the hemispheres; the lower part extends downwards and, in the same manner as the middle bundle *cm''*, enters a meshwork of fibres, intercalating between the cerebral peduncles, and spreading beyond into the hemispheres.

II. Commissural fibres and tracts of the olfactory lobes. I have not succeeded in determining with the completeness shown in Bellonci's paper, the relations of the olfactory lobes with each other and with the hemispheres. I have observed however a tract passing directly from the central olfactory region and spreading into the hemispheres. Secondly, a tract extending from the cerebral peduncles into the central olfactory region. Besides these, (1) the inner olfactory tract is very clearly shown in the carp's brain, (*ol.i*, fig. 1, 2, 3). It consists of a compact bundle of about 20 large fibres which enter the olfactory nerve. Passing backwards to the interlobular ridge these fibres cross each other[1], and turn upwards into a small cluster of cells in front of the middle bundle of the hemispheral group. Whether they terminate here or pass further backwards is doubtful. (2) Arising in the centre of the olfactory region and passing backwards, parallel with the former, is an outer olfactory tract, forming a true commissure, which I have designated the olfactory commissure (*o.cm* fig. 1 and 2) as it unites the olfactory lobes. This is a larger bundle than the inner tract and contains numerous fine fibres. It reaches the median line somewhat below the inner tract. Its fibres scatter in the olfactory lobes. (3) The upper bundle of the olfactory group *cm''''* might readily

[1] Professor Gudden, in course of a private conversation, objected to the use of the word »chiasma« in this connection on the ground that here there is simply a crossing of two nerve roots from one side of the brain to the other like that of the IV nerve, for example, to which the term chiasma is never applied. Acting upon this suggestion I have not used the word.

be taken for part of the upper commissure of the hemispheres. We may distinguish it however by its larger fibres and independent course. It turns forwards and downwards, separating from the adjacent bundle and descends in the direction of the olfactory centre. It cannot be followed far enough to determine positively the fact of its relation with the olfactory lobes. Such a relation seems to me probable on the ground that FRITSCH, BELLONCI and RABL-RÜCKHARD have each found a dorsal bundle connecting the olfactory lobes.

The cerebral commissures in Cyprina carpio are more elaborate than those hitherto described in the brains of other Teleosts. MAYSER's description is incomplete. It seems evident from a comparison of earlier observations with my own, that the main commissure of the hemispheres traverses the peduncular tracts; I have found that it partly also enters the hemispheres direct. We may compare the middle and upper commissure of the hemispheres in Cyprina (cm'' and cm'''), with FRITSCH's middle commissure (2), in Scorpaena; with BELLONCI's lower commissure (3), in Anguilla; and RABL-RÜCKHARD's middle commissure (2) in Trutta. To this should probably be added the lower commissure observed by FRITSCH, RABL-RÜCKHARD and myself (*cm'*). It is clear that there is no fixed order followed in the position of these commissures with reference to the olfactory commissures, they are sometimes dorsal, sometimes ventral. This fact alone is sufficient to invalidate the homology with the Pars temporalis which RABL-RÜCKHARD has advanced for his middle commissure, upon the ground of its position below the pars olfactoria.

Similar evidence is found in the consideration of the olfactory bundles that there is a high generic specialization in the brain of the Teleosts. The internal and external olfactory tracts may be distinguished by the fact that the fibres of the former cross each other, forming the so-called »olfactory chiasma«, while the latter form a true commissure. The external olfactory tract (*o.cm*) in the carp consists of a ventral and, possibly, of a dorsal bundle (*cm''''*), which we may compare with the upper bundle (1) described by RABL-RÜCKHARD in Trutta and with BELLONCI's external olfactory tract (2), in Anguilla, which is also dorsal. The internal olfactory tract (*ol.i*) in Cyprina is identical with BELLONCI's (1) and FRITSCH's (1), internal olfactory tracts, although in Anguilla and Scorpaena they reach the median plane above the main commissures of the hemispheres, instead of below as in the carp.

Conclusions. In these comparisons some allowance must be

made for incomplete observation on the part of one or more observers. There is still a strong general agreement. I think we may safely homologize the olfactory tracts of the Teleosts with those of higher orders, as Bellonci has done. The internal tract is homologous with a corresponding bundle found in the Amphibia and Mammalia and represents an independent root of the olfactory nerve arising in the opposite hemisphere. The external tract is a commissure homologous with that part of the Pars olfactoria which is distributed to the olfactory lobes. It is interesting to note that the olfactory tracts are quite distinct from the hemispheral commissures, which is not the case in the higher orders.

The homology of the main commissures of the hemispheres is more difficult because here the mantle is undeveloped. Rabl-Rückhard has compared these bundles with the pars temporalis. By other authors they are described simply as the anterior commissure. The question can, I believe, only be settled when we have a knowledge of the Dipnoan brain which, according to Rabl-Rückhard, approaches that of the Amphibia. At present I incline to the view that we have here a primitive form of the whole commissural system of the hemispheres, thus equivalent to the upper and lower bundles in the Amphibia. This is a much modified form of Miklucho-Maclay's generalization. For this, the term commissura interlobularis (Göttsche), may be retained in preference to anterior commissure.

Amphibia.

In studying the Amphibian brain I have had the advantage of procuring very extensive material including Menopoma[1] Menobranchus, Axolotl, Amphiuma, Proteus, Salamandra, Rana mugiens and esculenta. The brain of the Urodeles is throughout very much simpler than that of the Batrachia, but this is especially true of the Perennibranchiates and Derotremata.

In the stem of the hemispheres is a swelling of the floor which is usually compared to the corpora striata. In the centre of this swelling in Rana is a group of cells which is entirely wanting in Menobranchus and in the Derotremata so far as observed. In the Urodeles the cerebral commissures traverse a ridge in the floor of the large ventriculus communis much as they do in the fishes.

[1] According to Dr. Jordan of the Smithsonian Institution this is a synonym of Cryptobranchus.

In the batrachia this ventricle is much contracted and the cerebral commissures are placed midway in the lamina terminalis, the summit only of the commissural ridge projecting. An important character is that the cerebral commissures in the Amphibia lie *behind* the foramina of Monro. We find further that, with the closing of the ventriculus communis, there are a series of stages represented by Menopoma, Menobranchus &c, diverging from the fish type, towards the reptilian type, which is approached in the Batrachia.

The condition of the cerebral commissures in the Amphibia is generally that of two compact bundles lying in the same vertical plane one arching upwards towards the mantle, the other downwards into the brain stem (fig. 8). In most of the Urodeles the upper bundle forms the upper part of the commissural ridge and is covered with a thin layer of ependyma cells.

In Menobranchus however, the upper bundle is completely separated from the lower (fig. 13), and crosses the ventricle independently, so that a fold of the vascular plexus of the pia, which in this genus is greatly developed passes through the interspace. In the batrachia the cerebral commissures are also separated, but they lie in the vertical portion of the lamina terminalis, which is here thickened by the union of the inner wall of the hemispheres.

The lower bundle, in the Amphibia, is of lesser diameter than the upper. In Rana the proportion is about 2 : 4, in the Urodeles it is about 2 : 3. In Rana there is a well marked division of this bundle into a large upper and small lower and posterior tract (fig. 7), which seem to be quite distinct. The upper tract bends downwards and forwards upon either side and scatters widely in a mass of cells. These cells form a nucleus in the centre of what is considered the corpus striatum area. The scattering of the fasciculi in this nucleus is misleading and previous investigators have described this tract as terminating here and forming a commissure of the corpora striata. It is probable that many of the fibres do terminate here, this I cannot determine, but a considerable part is observed to traverse this mass of cells and bending downwards pass forwards in the ventro-lateral wall of the hemispheres, parallel with the lateral peduncular tracts (fig. 11). This course may be followed in successive horizontal sections from above downwards, but is by no means an easy matter to determine. The fact that this tract is not simply a commissure of the corpus striatum is to my mind demonstrated in the Urodela.

(Menobranchus, Menopoma), where the nucleus is wanting, while the tract is strongly developed and its course forwards is readily observed (fig. 14). The further course of the tract in Rana is parallel with that of the cerebral peduncles and, in carmine preparations, it can be faintly distinguished by its deeper red color (fig. 10 *p.ol.*), and by the fineness of its fibres. As the sections pass forwards, we observe fine fibres given off towards these tracts from the cells of the central gray. It is not determined how far this bundle forms a commissure of the olfactory lobes.

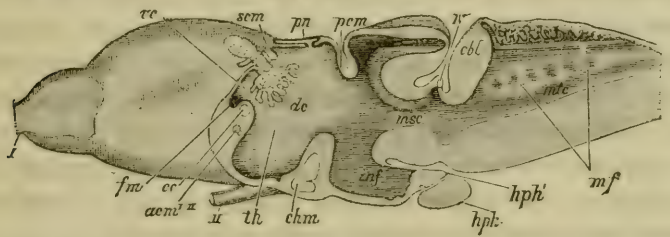
The lower tract of the lower bundle can be readily observed in sagittal and horizontal sections. After following the course of the upper tract for some distance as a small compact bundle, it turns backwards, above the cerebral peduncles, and is distributed in the postero-lateral region of the stem of the hemispheres (fig. 10 *pt*). When followed from side to side in sagittal sections I find that it is distinct from the upper tract throughout and may be regarded as an independent bundle. Along the ventral region of the inner mantle, upon the horizontal level of the anterior commissure is observed a fine tract of fibres which pass backwards and cross each other in front of the anterior commissure (fig. 11 *ol.i*). After crossing, the fibres scatter below the anterior commissure. This is the inner olfactory tract. Anteriorly the fibres pass into the olfactory lobes, and cannot be followed further. There is a strong resemblance, between the relations of this tract with the main part of the lower bundle *p.ol* and the inner olfactory tract *ol.i*, with the olfactory commissure *o.cm* in the carp's brain.

The upper bundle ascends in the medial hemisphaeral walls, forming the posterior boundary of the foramen of Monro, and then turns forwards roofing the foramen. In vertical sections there is a well marked division of the commissural portion into two parts of equal size. This is also seen in horizontal sections and gives the impression that this is not a true commissure but in large part a chiasma, or crossing of tracts which pass from the hemisphere of one side into the optic thalamus of the opposite side. This bundle has in fact been described and figured as a chiasma by Bellonci. If successive horizontal sections, from the level of the commissure, are carefully followed upwards, it appears that the two divisions reunite above into one bundle, the whole of which turns forwards into the hemispheres (fig. 12). The same fact is shown still more clearly in vertical sections, where the two divisions are finally ob-

served to unite and pass forwards together. The meaning of the division is not clear. As far as I can determine this bundle is a true commissure.

The longest transverse axis of the hemispheres in Rana is placed vertically while in the Urodeles it is oblique (cf. figs. 14 and 8); the medial hemisphaeral surface in the Batrachia must therefore be regarded as equivalent to the dorsal surface in the Urodela and this area may be described as the dorso-medial wall of the lateral ventricle. This wall in Rana contains two masses of cells, an upper mass (*si*) of larger cells which extends from behind the foramina of Monro and diminishes as the sections pass forwards, and a lower mass (*ii*) of smaller more compact cells which increases as the sections pass forwards. It is important to observe these distinctions carefully as they enable us to distinguish the hemispheres from the olfactory lobes (fig. 12). The upper bundle passes forward, close to the ventricle, between these two cell groups (fig. 9 and 10) distributings all of its fibres to the upper group.

Fig. 2.



Sagittal section of the brain of Rana. *cbl* cerebellum. *cc* corpus callosum. *acm'*—" anterior commissure, pars olfactoria and pars temporalis. *chm* optic chiasma. *dc* 3rd ventricle. *fm* foramen of Monro. *hph* hypophysis. *inf* infundibulum. *mf* medullary folds. *mtc* 4th ventricle. *msc* iter. *pcm* posterior commissure. *pn* pineal stalk, encephalic portion. *scm* superior commissure. *th* optic thalamus. *vc* ventriculus communis. *IV*, *II*, *I* cranial nerves.

In Rana and Salamandra the bundle has an ascending course. In the Urodeles, where the upper group is larger and the hemispheres are separated above, the bundle descends and is scattered over the whole of the dorso-medial wall (fig. 15). As the bundle lies below the upper group, the upward distribution of its fibres is best seen in transverse sections, in front of the foramina of Monro, where the fibres pass in delicate fasciculi between parallel rows of cells, the cell processes extending at right angles to the direction of the bundles (fig. 9). The bundle finally spreads out and terminates in an expansion of the cells of the upper group. No fibres of this bundle

can be seen to enter the olfactory lobes. On the other hand it supplies the dorso-medial portion of the mantle of the hemispheres from the foramina of Monro to the boundary of the olfactory lobes.

In all the Amphibia the olfactory lobes are defined externally by the lateral swelling of the surface. In horizontal brain sections, there is also in most genera, an expansion of the ventricle in the olfactory region. In Rana this expansion is surrounded by a compact group of fine cells, outside of which are the olfactory glomeruli. The upper and lower medial group of hemispheral cells may be readily distinguished from the cells of the olfactory region. It is thus that the scattering of the upper bundle is observed to lie entirely within the hemispheres and not to extend to the olfactory lobes.

In view of the above facts we can no longer regard the upper bundle as the pars olfactoria of the anterior commissure, but rather as a commissure of the dorsal portion of the mantle and homologous on this ground with the corpus callosum. The two divisions of the lower bundle may be compared with the pars olfactoria and the pars temporalis respectively. This view seems to me to be supported by their position in the brain stem and their distribution, when we consider the pars olfactoria in the relations which it has in the lower mammalia. Of the two, the homology of the smaller division, the pars temporalis, seems less well founded, until we study the reptilian brain.

In answer to Stieda's objection that the upper bundle cannot be compared to the corpus callosum because it lies in the floor of the ventriculus communis, we may again refer to the Chelonian brain, where this bundle has the same relative position as in the mammals. In fact, the agreement between Stieda, Rabl-Rückhard and Bellonci in regard to the homology of the upper bundle with the pars olfactoria has arisen from imperfect observation of its distribution. With all deference to Bellonci's admirable work, I am at present unable to verify his description of the upper bundle in the Frog's brain (1882 Taf. II fig. 6). This bundle seems to me simply a commissure and not a crossing of fibre tracts as well. All of its fibres turn upwards and forwards into the hemispheres and not backwards into the optic thalami (see vertical sections). The bundle immediately gives off fibres. The region in which it is distributed anteriorly is not, as indicated by this author, a portion of the olfactory lobes but rather a portion of the hemispheres.

In regard to my comparison of the large lower bundle with the

anterior commissure, the fact that the larger division extends forwards, in part at least, into the ventro-lateral region of the mantle seems to place its homology with the pars olfactoria beyond doubt. The discovery of the distinct smaller division (*pt*) strengthens this view, as opposed to that of previous authors, as it furnishes a tract which we may homologize much more positively with the pars temporalis.

We may now inquire whether the Reptilian brain lends support to these observations upon the Amphibia.

Chelonia.

Among the Reptilia I have thus far been able to examine the brains of the chelonia, Emys Europaea and Testudo Graeca. The hemispheres are of a higher type than those of the Amphibia. There is a great development of the brain stem, as in the Sauropsida generally, while the mantle and especially the inner wall is comparatively thin. The temporal lobe is greatly developed. The olfactory lobes are well distinguished from the hemispheres.

The position of the cerebral commissure is quite different from that in the Amphibian brain. They unite in an expansion of the lamina terminalis slightly below and in front of the foramen of Monro (fig. 19). This position is practically similar to that of the anterior commissure and corpus callosum in the Monotremes, as far as we can judge from FLOWER's figures (see woodcut), while the Amphibian brain, as we have seen, presents merely an advance upon the fish type. The chelonian brain shows even more clearly than the Amphibian, the distribution of the upper bundle. The lower bundle presents more difficulties. This is partly owing to the peculiar composition of the brain in which the nerve fibre courses are unlike those either in the Amphibia or the mammalia.

The upper bundle. As the reptilian brain is of a higher type than the amphibian I anticipated finding the upper bundle much larger than the lower. As a fact it is scarcely if any larger, the proportion being about 5 : 4. In the brain of a pigeon fledgeling I found that the lower bundle is both larger and earlier developed than the upper; from this we may infer that the size of the upper bundle is in proportion to the development of the inner mantle of the hemispheres which in the Chelonia is somewhat reduced and in Aves very strikingly reduced in comparison with the outer wall and brain stem.

The upper bundle arches sharply forwards and upwards and in an obliquely transverse section (fig. 16), presents the figure of a horseshoe. In sagittal sections (fig. 15), we observe that the relations of this bundle to the foramen of Monro are quite the opposite of those presented in the Amphibia. As it ascends below and in front of the foramen the bundle shows two divisions, a larger anterior division of less compact fibres and a smaller posterior division of more compact fibres. The former I regard as the corpus callosum proper. It breaks up into smaller fasciculi which spread like rays over the entire inner wall of the hemispheres. The fibres seem to penetrate the mass of cells of the central gray, which in this section extend in crescentic form from above the foramen of Monro to a point opposite the centre of the olfactory lobes. The separation of the hemispheres from the olfactory lobes is very distinct, so that if any part of this large bundle entered the olfactory lobes it could not be overlooked, but I have failed to discover any such tract.

The posterior division of the upper bundle (*cal'*), follows an independent course, it bends upwards and backwards above the foramen of Monro and then passes downwards along the posterior inner fold of the mantle between the ependyma and gray substance (fig. 15, 16, 18). The bundle diminishes gradually but the distribution of its fibres to the adjacent layer of cells has not been actually observed. I believe it probable that this tract represents the commissural portion of the fornix. In position it corresponds with the crura fornicis, principally in its relations to the corpus callosum, the foramen of Monro, and its course along the angle of inflection of the brain wall between the hemispheres and the optic thalami. But if these were the crura we should expect to find the corresponding columnae, ascending behind the anterior commissure (compare fig. 6 *for.*). In sagittal sections there is some evidence of fibres leaving the main callosal bundle upon either side and passing obliquely downwards behind the anterior commissure, but this is not certain, and at present we may more safely compare this tract with the commissure of the cornu ammonis Forel[1].

The lower bundle. The main course of the lower bundle extends widely into the cerebral stem with a slight upward conca-

[1] Sie »werden zum Fornix gerechnet, sind aber wenigstens größtentheils nichts Anderes als eine Kommissur für die Ammonshörner«. I take this quotation from Rabl-Rückhard's paper (Zool. Anz. 1881) as I have not seen Forel's article.

vity. This renders it very difficult to follow. I prepared five series of sections in slightly different horizontal planes before reaching any positive result. The bundle is divided into two courses of fibres. an upper and lower. In horizontal sections fig. 17), passing from above downwards we observe first that all the fibres are directed slightly forwards; these constitute the upper course. We observe next that in lower sections that all the fibres are directed backwards and may be followed around the posterior horn of the lateral ventricle; these constitute the lower course. In transverse sections (fig. 16), a similar division is observed, part of the bundle passing upwards beneath the ventricle, part passing directly outwards. The division into two tracts is much less plainly marked than in either the Amphibia or Mammalia. The postero-inferior course undoubtedly represents the pars temporalis of the anterior commissure. The anterio-superior probably represents the pars olfactoria, which is here the smaller division.

The chelonian brain thus supports the homologies I have suggested for the commissures in the Amphibia. The distribution of the upper bundle to the inner mantle is much more readily observed. The division of the lower bundle into two tracts is also demonstrated and the fact that the lower tract clearly supplies the temporal lobes while the upper tract turns upwards and forwards strengthens the view that the lesser division of the lower bundle in the Amphibia is a rudimentary pars temporalis. There are three differences with the Amphibian brain to be noted, first, the change in position of the commissures; second, the great development of the pars temporalis; third, the reduction of the Pars olfactoria. The two former are in the direction of the mammalian type; the latter seems to be a characteristic of the Sauropsida which is still more marked in the birds.

My observations upon the upper bundle accord with Stieda's and Rabl-Rückhard's earlier views (1878), although I cannot accept the homologies suggested by the latter author. I have not examined the brain of Psammosaurus and so cannot express an opinion as to the presence of the chiasma partes olfactoriae although this observation is opposed to the facts of the distribution of the upper bundle in the Chelonia. As to the bundle which Rabl-Rückhard suggests is a rudiment of the fornix, there are several objections to this view. In the Amphibia this bundle is uniformly present (fig. 7 *scm*): part of its fibres I have observed (1884 fig. 8) descend into the outer part of the optic thalami, part pass into the hemispheres and extend

forwards in the outer wall half way towards olfactory lobes. This is certainly not a region of distribution resembling that of the fornix. But a more positive objection to RABL-RÜCKHARD's suggestion is the fact that a corresponding bundle is observed in some of the Mammalia, I may instance Cavia, in which the fornix is a well developed and entirely distinct structure. I look for the discovery of the fornix in the Reptilia in connection with the bundle which I have compared with the commissura cornu ammonis, which in fact is usually considered a part of the fornix. RABL-RÜCKHARD's observations upon the lower bundle are that this is a single commissure of the brain stem which he calls the pars temporalis. I find that the postero-inferior fibres of the lower bundle alone pass into the temporal region.

Birds.

My studies of the cerebral commissures in the avian brain although less complete are consistent with the facts observed in the Chelonia, and confirm the interesting observation of MECKEL that a rudiment of the corpus callosum is present.

The brains of pigeon nestlings were selected for study and unfortunately proved to be too embryonic to show the commissures satisfactorily. In general the type is that of the reptilian brain somewhat exaggerated. The upper bundle is much smaller than the lower. It divides as it ascends in the reduced inner mantle, the anterior division is very small and soon lost sight of, it represents the corpus callosum. The posterior division is proportionally larger and passes backwards roofing the foramen of Monro as in the Turtle, and representing the commissura cornu ammonis. The lower bundle is strongly developed and has been described by all previous authors as the anterior commissure. It extends widely outwards through the corpora striata, as described by MECKEL, and is distributed in the temporal region. I have observed no bundle extending forwards, and at present this commissure seems to me to represent merely the pars temporalis. In a more adult brain the pars olfactoria may be found, but without doubt, in a rudimentary development. How far the pars temporalis supplies the brain stem proper is an unsettled question. It will be observed that the proportions of the upper and lower bundles correspond with the thinning of the inner mantle, and the extension of the temporal region. The olfactory lobes are very small, and this may explain in part the absence

of the pars olfactoria, although we have still to account for the general lack of commissural supply of the mantle.

Mammalia.

I have little to add to the observations of SANDER and GANSER upon the adult relations of the anterior commissure in the higher mammalia. In horizontal sections of the brain of a foetal guinea-pig (*Cavia*) the divisions of this commissure are well displayed (fig. 6). The pars olfacteria forms the upper and the pars temporalis the lower tract. They are united in the centre and divide laterally in front of the cerebral peduncles. The relations are practically similar to those in the Amphibian and Chelonian brain.

At Professor KUPFFER's suggestion I began to follow the embryonic development of the cerebral commissures in the sheep's brain, reviewing tho work of MIHALKOVICS. The following are some of the first results. The anterior commissure and corpus callosum fibres both appear latterally, that is in the corpus striatum and corona radiata region respectively, before they appear in the median plane. The fibres then extend towards the centre. Before either bundle unites with its fellow in the opposite hemisphere, the descending fibres of the fornix appear between them. The opposed inner surfaces of the hemispheres commence to unite at the primary lamina terminalis and this union extends forwards. While this union is still imperfect the fibres of the anterior commissure approach the centre and unite. Somewhat later, the callosal fibres seem to unite in the centre in the same manner. It thus appears that the corpus callosum and anterior commissure follow a similar line of development, and, to our present knowledge there is nothing in their development which is contradictory to the theory that both of these commissures are primitive characters of the vertebrate brain.

I hope at some future time that, either by some other investigator or by myself, the preceding study may be completed and the whole history of the cerebral commissures followed from their origin. The gap I have left is between the fishes and amphibia. I have endeavored in each instance to indicate the degree of certainty attached to the foregoing observations, upon which the interpretation of the various homologies rests. Of the course of the upper bundle in the Amphibia and Chelonia there is no doubt. The pars olfactoria in the Sauropsida remains to be more thoroughly studied.

There is a question whether the bundle diverging from the corpus callosum in the Sauropsida represents the commissure of the cornu ammonis or the posterior pillar of the fornix. The homology of the commissurae interlobularis in the fish brain is doubtful. Does it represent one or both of the Amphibian bundles? The Dipnoan brain will probably give us the solution of this question.

With these limitations, the following are the results reached at present: (1) In the brain of the fishes (Teleosts), the olfactory lobes are united with each other by an olfactory commissure, which probably is homologous with that part of the pars olfactoria in the mammalia which supplies the olfactory lobes. Within this, are the inner olfactory tracts which arise from nuclei of uncertain position and, crossing each other in front of the olfactory commissure, enter the olfactory nerves forming an internal and posterior root. The cerebral lobes are united by one or more bundles of fibres which constitute the commissura interlobularis. (2) In the Amphibians the cerebral commissures lie behind the foramina of Monro. They consist of an upper and lower bundle. The former is much the larger. It passes upwards and forwards behind and above the foramen and gives the commissural supply of the dorso-medial portion of the hemispheres. It is the corpus callosum. The lower bundle is the anterior commissure. Its main division is the pars olfactoria which supplies a part of the brain stem, the ventro-lateral portion of the hemispheres, and probably the olfactory lobes. Its lesser division, supplying the lower posterior portion of the hemispheres is the pars temporalis. The inner olfactory tracts arise near the anterior commissure, cross each other, and pass into the olfactory lobes. (3) In the Reptiles (Chelonia), the cerebral commissures lie below and slightly in front of the foramina of Monro. The larger upper bundle ascends in front of the foramen and divides. The anterior division, or corpus callosum supplies the whole of the inner mantle. The small posterior division supplies the inner fold of the hemispheres and represents a portion of the fornix. The lower bundle is the anterior commissure. It consists of an upper tract the pars olfactoria, the distribution of which is doubtful; and of a lower tract the pars temporalis which is distributed as in the mammalia. In connection with the corpus callosum is a bundle representing a portion of the fornix. (4) The position of the cerebral commissures in the Birds (Columba) is similar to that in the Reptiles: The upper bundle is very

small. It divides and is distributed as in the Reptiles but the division representing the corpus callosum is much smaller than that representing the fornix. The anterior commissure consists principally of the pars temporalis, the pars olfactoria being reduced or wanting. The corpus callosum is larger than the anterior commissure in the Amphibia and Chelonia but in birds it is much smaller. These proportions are in relation to the thickness of the inner mantle. In the birds accordingly, where the inner mantle has suffered the greatest reduction, the corpus callosum is a mere rudiment. In the other groups described it is far from rudimentary. In comparison with what we observe even in the lowest mammals, the size of the cerebral commissures is diminutive in proportion to that of the hemispheres (cf. figs. 1 and 2 *al*). With the distribution, text area in view, we may find the explanation of the unexpected fact that the corpus callosum is relatively smaller in the higher orders of reptiles and birds than it is in the Amphibia and thus remove the difficulty suggested by MIHALKOVICS, that we should not expect to find the corpus callosum in the reptiles when it is wanting in the more highly organised birds [1].

In closing this article I take pleasure in expressing my appreciation of the many facilities generously afforded to me in Professor KUPFFER's laboratory in Munich where the greater part of this research was carried on. My especial thanks are due to Mr. ALEXANDER BOEHM, the assistant in charge, for his friendly aid.

It is interesting also to recall here a letter sent me in 1880 by Professor HUXLEY, my friend and former teacher. Upon hearing that I was about to study the Amphibian brain, he wrote, »be on the lookout for the corpus callosum«, or in similar words. In course of working out the problem of the cerebral commissures, this advice, which had hardly been taken as serious at the time, was frequently called to mind.

---

[1] No alterations in statement have been made in this article since it was sent to the Editor, April 10th, 1886. A second part is now in preparation (July). H. F. O.

Explanation of Plates.

Plates XIII and XIV.

Abbreviations.

The abbreviations are the same in all the figures.

acm commissura anterior, praecommissura,
cal corpus callosum,
cal' bundle ascending with the corpus callosum and passing back above the foramen of Monro,
chm optic chiasma,
cm', *cm''*, *cm'''* lower, middle and upper division of the commissura interlobularis,
cm'''' anterior portion of the upper division of the commissura interlobularis,
dc diacoelia, 3rd ventricle,
fm foramen of Monro,
for and *for'* columnae and crurae of the fornix,
gh ganglion habenulae,
hem right cerebral hemisphere,
ii lower internal or median cell area of the cerebral hemispheres in the Amphibia,
mf medullary folds,
o.cm commissure of the olfactory lobes (pars olfactoria?)
olf olfactory lobe,
ol.i internal olfactory bundle, forming the chiasma,
pal pallium or mantle of the cerebral lobes,
pcm commissura posterior, post commissura,
ped cerebral peduncles,
pl lateral division of the cerebral peduncles,
pm median division of the cerebral peduncles,
pn remnant of the processus pinealis, pineal gland (Testudo),
p.ol pars olfactoria of the anterior commissure,
pt pars temporalis of the anterior commissure,
prc procoelia, lateral ventricle,
rhc rhinocoelia, ventricle of the olfactory lobe,
scm commissura superior (tenuissima), supracommissura.

spx supraplexus, extra ventricular portion of the the plexus choroideus (formerly mistaken for the pineal gland),
si upper median cell area of the hemispheres in the amphibia,
th thalamencephalon[1].

Cyprina carpio.

Fig. 1. Sagittal section of the ridge uniting the hemispheres, in the floor of the ventriculus communis. The relations of this ridge, in the horizontal plane are shown in figs. 2, 3 and 4 and, in the transverse plane, in fig. 5. The lowest division of the interlobular Commissure, *cm'*, is exceedingly fine and can only be recognized in vertical section after its position has been observed in transverse sections. The other commissures are readily observed as represented in the figure. The distinction between *cm'''* and *cm''''* is both in the distribution and size of the fibres.

Fig. 2. Horizontal section through the middle of the ridge. The olfactory commissure *o.cm* distributes its fibres in the base of the olfactory lobes. The internal olfactory tract *ol.i* forms a chiasma in front of the commissure and its fibres pass forwards into the olfactory nerve bundle.

Fig. 3. In this horizontal section are seen a portion of the fibres of the internal olfactory tract, also the distribution of the middle commissural bundle, *cm''* into the hemispheres and among the ascending bundles of the cerebral peduncles.

Fig. 4. This horizontal section at the top of the interlobular ridge shows the distribution of the two portions of the upper division of the commissura interlobularis. It seems evident that *cm''''* is a distinct bundle which has only a local relation with *cm'''*.

Fig. 5. Transverse section through the posterior half of the ridge, cutting through a part of *cm''* and *cm''''* and through the centre of *cm'''*.

Cavia.

Fig. 6. Horizontal section of the brain of an embryo Guinea Pig, corresponding approximately to the human brain in the fourth month of development (MIHALKOVICS). This shows very clearly the relations of the anterior commissure as consisting of an apparently single bundle in the centre, but laterally dividing into an upper and forward branch, the pars olfactoria, and lower and backward branch, the pars temporalis. The latter lies somewhat above the cerebral peduncles.

Rana mugiens and esculenta.

Fig. 7. Vertical section through the lamina terminales and area of the 3rd ventricle in Rana mugiens. In the lamina terminalis, which is here

---

[1] In former papers, upon the Amphibian brain, I have employed the brain terminology introduced by Prof. WILDER of Cornell University, which has many advantages. In this paper I retain the older terms in order to avoid confusion, as the reference to former papers is very frequent.

extended by the union of the hemispheres, are seen transversely cut upper and lower bundles, the latter consisting of two divisions, constituting together the anterior commissure but quite distinct even in the median line. These divisions considered, as the pars olfactoria and pars temporalis. The upper bundle is the corpus callosum. Opposite the letters *vc* is the foramen of Monro.

Fig. 8. A transverse section of R. mugiens through the upper and lower bundles. My sections are somewhat imperfect here and do not show whether the pars temporalis can be distinguished in transverse section or not. The upper bundle passes into the hemispheres just behind the foramen of Monro. The transition from the fish to the batrachian condition of the commissural ridge is seen in a comparison of sections 1, 13 and 7.

Fig. 9. Transverse section of a portion of the right hemisphere a few sections in front of the foramen of Monro, showing the course of the corpus callosum between the upper and lower cell groups and the distribution of its fibres to the former.

Fig. 10. Transverse section in the forward third of the hemispheres, showing the reduction of the upper cell group and callosal tract. The distinction between the pars olfactoria and peduncular tracts is slightly exaggerated in the drawing.

Fig. 11. Horizontal section in the level of the anterior commissure showing the pars olfactoria traversing the nucleus in the brain stem, also the pars temporalis and the inner olfactory tract. Below the latter there takes place a partial decussation of the medial peduncular tracts.

Fig. 12. Horizontal section in the level of the corpus callosum, showing its course, distribution and relations to the foramen of Monro. The levels of sections 8, 9 and 10 are given.

Menobranchus.

Fig. 13. Sagittal section slightly to the right of the median line, showing the complete separation of the corpus callosum and anterior commissure and extensive ventriculus communis. Opposite *vc* is the foramen of Monro.

The superior commissure is more reduced than in the frog. The pineal process is a closed sac.

Fig. 14. Transverse section through the corpus callosum and anterior commissure. The latter is divided by a portion of the peduncular tracts. The former passes separately across the ventricle.

Emys Europaea and Testudo Graeca.

Fig. 15. Vertical section to the right of the median plane. In this region the fibres of the corpus callosum spread over the entire inner wall of the hemispheres. Passing above the foramen of Monro is a smaller, compact bundle *cal'*. The anterior commissure is undivided. By comparing this with fig. 13 the change of position with relation to the foramen is at once apparent.

Fig. 16. Transverse section through the corpus callosum and anterior commissure in front of the foramen. The posterior branch of the corpus callosum is shown just behind its union with the main tract. On the

Fig. 14

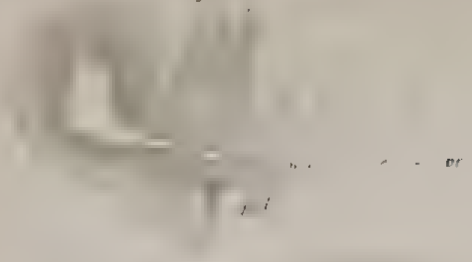


Fig. 17

Fig. 15

Fig. 13

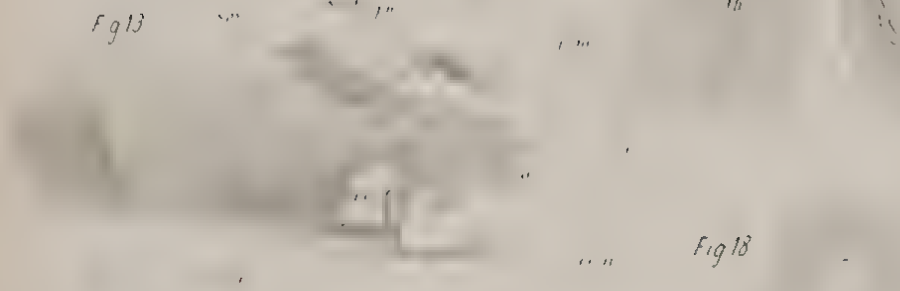


Fig. 18

Fig. 16

Fig. 19

Wilh. Engelmann

Fig. 12

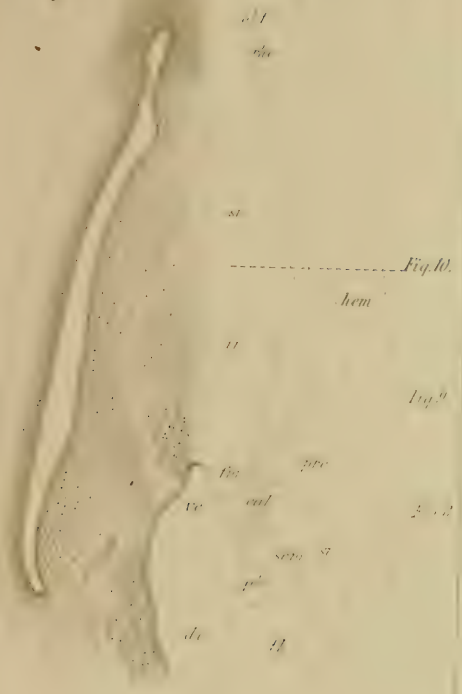
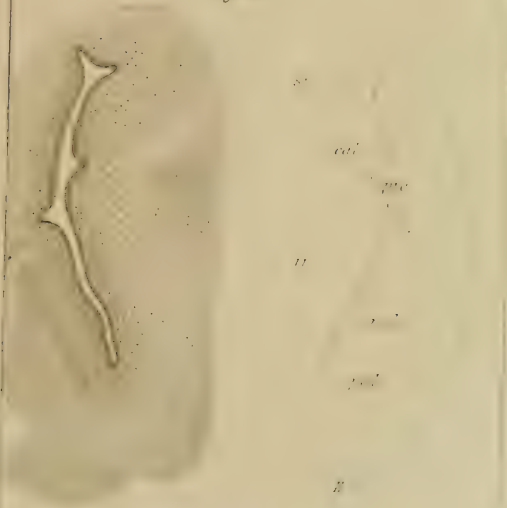


Fig. 10.



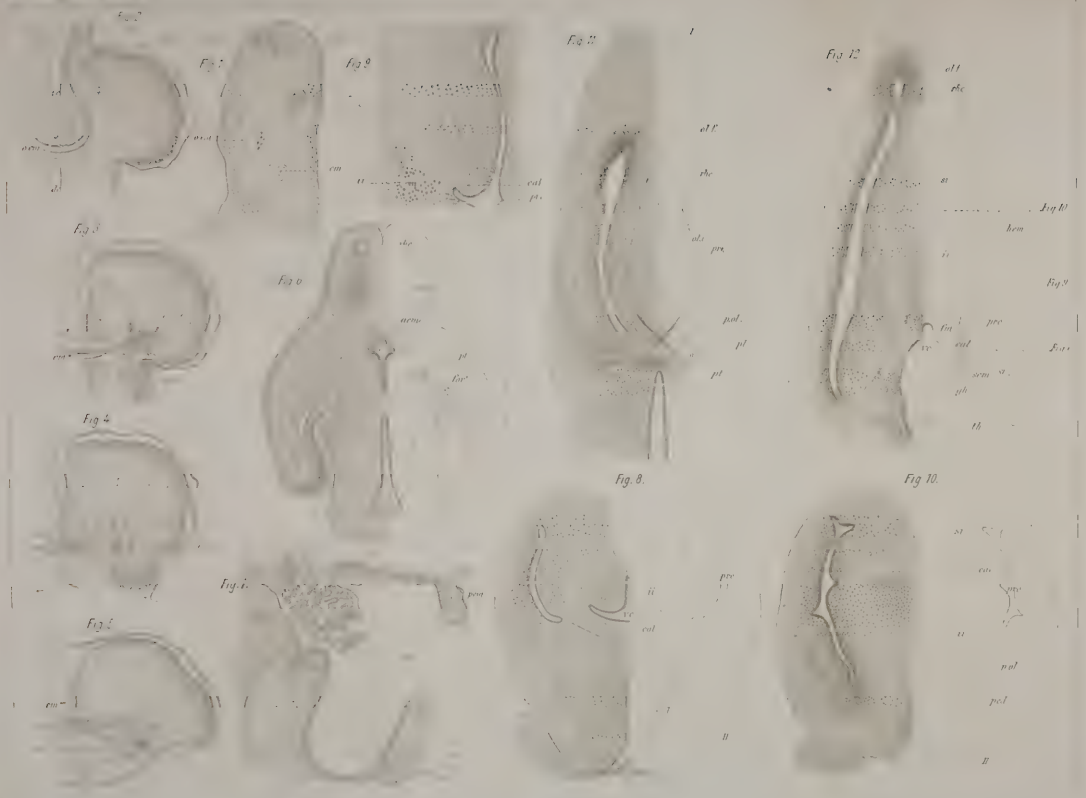


Fig. 1
Fig. 2
Fig. 3
Fig. 4
Fig. 5
Fig. 6
Fig. 7
Fig. 8
Fig. 9
Fig. 10
Fig. 11
Fig. 12

plan are given the levels of figs. 17 and 18. Laterally is seen a faint division of the anterior commissure into two bundles.

Fig. 17. Horizontal section through the lower level. The pars temporalis is readily observed but it is difficult to determine whether the anterior branch of the anterior commissure really represents the pars olfactoria.

Fig. 18. Horizontal section through the upper level showing the fibres of the callosal bundles in cross section and the posterior bundle *cal'*, extending along the posterior horn of the lateral ventricle. The position of the foramen is indicated by arrows.

Fig. 19. Vertical section of the brain of Emys Europaea. The corpus callosum and anterior commissure are united in the median plane. There is no intervening septum as in the batrachia and mammalia. Five folds (*mf*) may be observed at the sides of the fourth ventricle as in the batrachia (fig. 2, text).

Über die Bildung des Herzens der Amphibien.

Von

Carl Rabl.

(Aus dem deutschen anatomischen Institute in Prag.)

Mit Tafel XV, XVI und 2 Holzschnitten.

Über die ersten Entwicklungsvorgänge des Herzens der Amphibien liegen aus neuerer Zeit nur wenige Angaben vor. Die wichtigsten sind diejenigen Oellacher's[1] über die Entwicklung des Herzens von Bufo und Goette's[2] über die Entwicklung des Herzens von Bombinator[3].

Beide Forscher behandeln also die Herzentwicklung der Batrachier. Über die Herzentwicklung der Urodelen, welche, allem Anscheine nach, die primitiveren Verhältnisse darbieten, liegen bis-

[1] Josef Oellacher, Über die erste Entwicklung des Herzens und der Pericardial- oder Herzhöhle bei Bufo cinereus. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. VII, 1871.

[2] Alexander Goette, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875. Derselbe, Unters. über die Entwickl. des Bombinator igneus. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. V. 1869. pag. 112—114.

[3] Außerdem ist in neuester Zeit noch eine Abhandlung von Albert Blaschek (Untersuchung über Herz, Pericard, Endocard und Pericardialhöhle in den von S. Schenk herausgegebenen »Mittheilungen des embryologischen Instituts in Wien« 1885 erschienen. Sie soll aber hier keine Berücksichtigung finden. Blaschek's Angaben stehen nicht bloß mit denjenigen Goette's, sondern auch mit meinen eigenen, hier mitgetheilten in offenem Widerspruch.

her keine Untersuchungen vor. Auch sind seit der Publikation jener Arbeiten, namentlich in Folge der Untersuchungen Balfour's, Marshall's und Van Wijhe's über die Entwicklung der Selachier, so viele neue Fragen aufgetaucht und so viele neue Gesichtspunkte eröffnet worden, dass eine erneute Untersuchung der Herzentwicklung der Amphibien und vor Allem der bisher vernachlässigten Urodelen wünschenswerth erscheinen dürfte.

Ich habe meine Beobachtungen hauptsächlich an den Embryonen von Salamandra maculosa angestellt und nur für spätere Stadien auch Embryonen von Triton taeniatus und Salamandra atra herangezogen. Die Embryonen von Salamandra maculosa bieten, wie mir scheint, in so fern ein lehrreiches Material, als die hier vorliegenden Verhältnisse wegen der relativ großen Menge des Nahrungsdotters eine natürliche und ungezwungene Erklärung der komplicirten Vorgänge der Herzbildung bei den Knochenfischen, Vögeln und Säugethieren zu geben vermögen.

Die Embryonen wurden, zumeist in der Wärme, in $^1/_4$—$^1/_3$%iger Platinchloridlösung fixirt und dann langsam in Alkohol erhärtet. Ich kann diese Methode, die ich auch an den Embryonen von Reptilien, Vögeln und Säugethieren vielfach erprobt habe, wärmstens empfehlen. In der Platinchloridlösung bleiben die Embryonen je nach ihrer Größe 3—24 Stunden, werden dann gut in Wasser ausgewaschen und kommen schließlich in schwachen und darauf langsam in starken Alkohol. Sodann wurden sie in querer, sagittaler und horizontaler Richtung in Serien zerlegt und die Schnitte auf den Objektträgern gefärbt. Natürlich wurden nur lückenlose Serien zur Untersuchung verwendet.

Des besseren Verständnisses wegen will ich ein paar Bemerkungen über die von mir gebrauchte Nomenclatur vorausschicken. Unter »dorsalem Coelom« verstehe ich die Höhle der Somite (Balfour) oder Segmentplatten (Goette), Bezeichnungen an Stelle des Wortes »Urwirbel«; unter »ventralem Coelom« verstehe ich die Höhle, welche von den Seitenplatten (Remak) begrenzt wird: die Ausdrücke »Mandibularhöhle, Hyoidhöhle, Höhle der Kiemenbogen« gebrauche ich in demselben Sinne, wie Van Wijhe, und verstehe also darunter nur das ventrale Coelom der betreffenden Mesodermsegmente des Kopfes. Den Ausdruck »sekundäre Leibeshöhle«, welchen Van Wijhe gleichbedeutend mit »ventralem Coelom« gebraucht, will ich vermeiden; hat ja doch Hatschek, worin ich ihm beistimme, als »primäre Leibeshöhle« den ursprünglichen Raum

zwischen den beiden primären Keimblättern, als »sekundäre« den vom Mesoderm umschlossenen Raum bezeichnet. Die Bedeutung anderer von mir gebrauchter Ausdrücke wird sich im Laufe der Darstellung von selbst ergeben.

Ich will meine Darstellung mit der Beschreibung solcher Embryonen beginnen, welche noch keine Spur eines Herzens besitzen, aber, ihrem ganzen Habitus nach, nicht mehr sehr weit von dem ersten Stadium der Herzbildung entfernt sind. Einer Querschnittserie durch einen solchen Embryo sind die Fig. 1 bis 3 der Taf. XV entnommen. Der erste Schnitt (Fig. 1), der 52. der Serie, geht durch diejenige Stelle der ventralen Leibeswand, an welcher später der Mund sich bildet. An dieser Stelle (*m*) treten Ektoderm und Entoderm mit einander in so innigen Kontakt, dass es schwer hält, eine Grenze zwischen ihnen zu sehen. Dieser Kontakt wird dadurch hergestellt, dass vom Entoderm ein solider Pfropf nach abwärts wächst, der mit den hier etwas verlängerten Ektodermzellen in Verbindung tritt. Das Ektoderm zeichnet sich an dieser Stelle dadurch aus, dass seine Zellkerne viel weniger dicht gedrängt neben einander stehen, als in der unmittelbaren Umgebung. Zwischen Ektoderm und Entoderm, rechts und links von dem Entodermpfropf, sieht man das Mesoderm des Mandibular- oder ersten primären Kiemenbogens (*md*). Der Mandibularbogen zieht in schiefer Richtung von vorn und oben nach hinten und unten und es kann daher nur sein unteres Ende auf dem abgebildeten Querschnitte getroffen sein. Die Mesodermzellen sind in der Weise angeordnet, dass sie eine kleine, nach auf- und auswärts sich verschmälernde Höhle umschließen; dabei sind sie, im Allgemeinen, in einfacher Schicht angeordnet; doch ist an einzelnen Stellen das Bestreben, sich in zwei Schichten zu sondern, nicht zu verkennen. Die Höhle nun, welche vom Mandibularbogen umschlossen wird, ist die Mandibular- oder erste Kiemenbogenhöhle (*mdh*).

Verfolgt man die Querschnittserie weiter nach rückwärts, so ändert sich Anfangs das Bild nicht wesentlich. Später aber macht sich in so fern eine Veränderung bemerkbar, als der erwähnte Entodermpfropf, der die Stelle des späteren Mundes bezeichnet, verschwindet und damit die Trennungslinie zwischen Ektoderm und Entoderm scharf und deutlich hervortritt. Die beiden Keimblätter bleiben allerdings auch jetzt noch in der ventralen Mittellinie mit einander in Kontakt, jedoch ist die Verlöthung derselben, welche weiter vorn statt hatte, aufgehoben. Auch am Mesoderm macht sich

einige Veränderung bemerkbar. Man kann noch durch mehrere Schnitte den Mandibularbogen nach rückwärts verfolgen und findet dabei, dass die Einschichtigkeit des Mesoderms an den hinteren Schnitten deutlicher hervortritt als vorn. Auch nähern sich die Bogenhälften einander, ohne sich aber in der Medianlinie zu erreichen. Das Querschnittsbild des Mandibularbogens nimmt dabei nach rückwärts allmählich an Größe ab und schwindet schließlich, wenn man eben am hintersten untersten Ende des Bogens angelangt ist, vollständig. In demselben Maße aber, als auf den Querschnitten die Größe des Mandibularbogens abnimmt, nimmt der Umfang des hinter dem Mandibularbogen gelegenen Mesoderms zu. Dadurch werden wir allmählich zu dem Bilde geführt, welches uns die Fig. 2 vorführt. Zwischen dem Schnitte der Fig. 2 und Fig. 1 liegen sieben Schnitte.

An dem Querschnitte der Fig. 2 ist vom Mandibularbogen nichts mehr zu sehen; denn das Mesoderm dieses Schnittes gehört nicht mehr diesem, sondern einer weiter rückwärts gelegenen Gegend an. Die Seitenplatten, die wir mit Balfour als Somatopleura und Splanchnopleura bezeichnen können, umschließen zwar auch hier eine Höhle, einen Theil der ventralen Leibeshöhle, doch steht dieselbe, wie aus einer genauen Durchsicht der einander folgenden Schnitte hervorgeht, mit der Mandibularhöhle nicht in Verbindung. An der ventralen Darmwand sieht man eine ziemlich tiefe Rinne (*r*), die sich, wie man sich bei Betrachtung der nächstfolgenden Schnitte leicht überzeugen kann, auch noch nach rückwärts erstreckt. Im Bereiche dieser Rinne berühren sich Entoderm und Ektoderm. Ich möchte auf dieselbe aus einem später zu erörternden Grunde einiges Gewicht legen. Das Ektoderm erscheint in der Mitte etwas dünner, als an den Seiten.

Verfolgen wir die Serie noch weiter nach rückwärts, so gelangen wir bald zu der Stelle, an welcher, wie man sich gewöhnlich ausdrückt, der Embryo dem Dotter aufliegt. Hier erweitert sich die Darmhöhle sehr beträchtlich und lässt zugleich zwei durch eine verengte Partie (*i*, Fig. 3) mit einander kommunicirende Abtheilungen unterscheiden. Die dorsale (*dh*) erscheint als direkte Fortsetzung der Mundhöhle (*dh*, Fig. 1 und 2), die ventrale (*ddh*) liegt dem Dotter (*do*) auf. Distalwärts werden die Falten, welche den Isthmus zwischen beiden Höhlen begrenzen, niedriger und verschwinden schließlich ganz, so dass diese zu einer einheitlichen Höhle zusammenfließen. Rechts und links zur Seite des Vorderdarmes sieht man wieder die beiden

Lamellen der Seitenplatten (*spp* und *spv*) und bemerkt, dass dieselben ventralwärts bei *spv'* in einander übergehen. Ich nenne diese Zellplatte Verbindungsplatte und mache darauf aufmerksam, dass sie sowohl in den vorhergehenden Schnitten (auch in Fig. 2), als in den nachfolgenden zu sehen ist. Somatopleura und Splanchnopleura oder parietales und viscerales Blatt der Seitenplatten und eben so die Verbindungsplatte bestehen aus einer einzigen Schicht von Zellen, die allerdings in dem Schnitte der Fig. 3 noch nicht sehr regelmäßig geordnet sind, weiter hinten aber zu sehr zierlichen, kubischen Epithelien werden. Die von den Lamellen der Seitenplatten umschlossene Höhle (*ph*) erscheint als direkte Fortsetzung der entsprechenden Höhle der früheren Schnitte und lässt sich auch weiter nach rückwärts verfolgen.

Fassen wir die Verhältnisse des ventralen Coeloms unseres Embryo kurz zusammen, so können wir sagen: innerhalb des Mandibularsegmentes besteht eine spaltförmige, vollkommen abgeschlossene Höhle, die Mandibularhöhle; die ventrale Leibeshöhle der folgenden Segmente bildet dagegen jederseits ein einziges geräumiges, distalwärts sich erweiterndes Cavum.

Ich gehe nun zur Beschreibung eines etwas älteren Embryo über; ich kann denselben folgendermaßen charakterisiren: abgesehen vom Mandibularbogen hat sich bereits der Hyoidbogen zu differenziren begonnen und es ist selbst die erste, allerdings nach hinten noch nicht scharf abgegrenzte Spur des ersten eigentlichen Kiemenbogens zu sehen. Das Gehörbläschen, das im vorhergehenden Stadium noch in Verbindung mit dem Ektoderm stand, hat sich von diesem vollständig abgelöst; gegenüber der primären Augenblase ist am Ektoderm noch keine Linsenverdickung zu bemerken.

Einer Querschnittserie durch einen solchen Embryo sind die Fig. 4—8 entnommen. Fig. 4 zeigt uns wieder die Stelle des künftigen Mundes und entspricht dem in Fig. 1 abgebildeten Schnitte des früheren Embryo. Doch lässt sich in mehrfacher Hinsicht ein Fortschritt gegen früher konstatiren. Vor Allem möchte ich auf eine Erscheinung von ganz allgemeiner Verbreitung aufmerksam machen, die mir schon lange bei meinen embryologischen Studien an Wirbellosen und Wirbelthieren aufgefallen ist. Es ist dies die Thatsache, dass mit fortschreitender Differenzirung die relative Größe der Zellen und Zellkerne, d. h. ihre Größe im Verhältnisse zur Größe des ganzen Embryo, abnimmt. Diese Thatsache erscheint allerdings in dieser Fassung so natürlich und selbstverständlich, dass sie kaum einer

Erwähnung bedarf. Es scheint nun aber, dass sie mit einer anderen, auf den ersten Blick weniger einleuchtenden Erscheinung parallel gehe. Bei aufmerksamer Beobachtung kann es kaum entgehen, dass innerhalb eng begrenzter Thiergruppen, so z. B. gerade innerhalb der Klasse der Amphibien, mit zunehmender Höhe der Organisation die relative Größe der Zellen und der Zellkerne konstant abnimmt. Man braucht nur die Gewebe eines Frosches oder einer Kröte mit denjenigen eines Triton oder Salamanders oder Proteus zu vergleichen, um sich davon zu überzeugen. Es scheint also ein enger Parallelismus zu bestehen zwischen der individuellen Entwicklung der Zellen und Gewebe eines Organismus und deren Stammesentwicklung. Ich will aber auf diesen Gegenstand hier nicht näher eingehen, zumal ich ohnedies ein anderes Mal Gelegenheit finden werde, darauf zurückzukommen.

Außer der geringeren Größe der Zellen zeigt der Schnitt noch in einem anderen Punkte einen Fortschritt gegen früher. Die Mandibularhöhle wird jetzt von zwei deutlich von einander getrennten Schichten von Mesodermzellen begrenzt. Die äußere dieser Schichten erscheint merklich dicker, als die innere und die dünnste Stelle der Wand der Höhle befindet sich an der oberen, medialen Seite. Die innere Schicht ist beträchtlich reicher an Dotterplättchen, als die äußere[1]. Da der Schnitt nicht genau quer durch den Embryo gelegt ist, erscheinen die Querschnitte der beiden Mandibularbogenhälften von ungleicher Größe: die rechte, weiter hinten getroffene Hälfte kleiner als die linke. Der Entodermpfropf zeigt wesentlich dasselbe Verhalten, wie früher, nur ist die Grenze gegen das Ektoderm deutlicher.

Gehen wir in der Serie noch weiter nach rückwärts, so kommen wir fünf Schnitte hinter dem der Fig. 4 zu dem der Fig. 5. Vom Entodermpfropf ist nichts mehr zu sehen; die beiden Hälften des Mandibularbogens (*md*), die nur mehr an ihrem hinteren unteren Ende getroffen sind, haben sich unter dem Darme in der Medianlinie vereinigt und nach aus- und aufwärts von ihnen sind die Hyoidbogen sichtbar (*hy*). Ein eigenthümliches Verhalten bietet das Entoderm; hier sieht man auf dem Schnitte ein Anhängsel von dreiseitiger Form, das an der Mitte seiner Basis mit der Darmwand zusammenhängt. Es ist dies das hintere Blatt einer queren Falte, die zwischen Mandibular- und Hyoidbogen von einer

[1] Ich habe die Dotterplättchen in den Figuren nicht gezeichnet.

Seite zur anderen hinüberzieht und vielleicht mit der ersten inneren Kiemenfurche im Zusammenhang steht. Wie ich mich an Sagittalschnittserien überzeugt habe, ist dies dieselbe Falte, die man auch im nächstfolgenden Stadium zwischen Mandibular- und Hyoidbogen an der ventralen Darmwand gewahrt und in welche sich ein Divertikel der Mundhöhle hinein fortsetzt (vgl. Taf. XVI Fig. 18 bei *do*).

Schon am zweiten darauffolgenden Schnitte ist vom Mandibularbogen keine Spur mehr zu sehen, während sich die Hyoidbogenhälften einander bis zur Berührung genähert haben. Den dritten Schnitt, also den achten hinter dem der Fig. 4, habe ich in Fig. 6 abgebildet. Die beiden Hälften des Hyoidbogens haben sich in der Medianebene mit einander vereinigt und zwischen den beiderseitigen Verbindungsplatten (*spv'*) ist keine Trennungslinie mehr zu bemerken. Die Hyoidhöhlen sind scharf von einander geschieden (*hyh*).

Zwischen den vereinigten Hyoidbogenhälften einerseits und der ventralen Darmwand andererseits gewahrt man eine dreieckige Zellgruppe, deren Basis nach aufwärts gegen den Darm, deren abgerundete Spitze nach abwärts zwischen die vereinigten Verbindungsplatten gerichtet ist (*end*). Diese Zellgruppe ist, wie aus der späteren Entwicklung hervorgeht, die erste Anlage des Endothelsäckchens oder des »inneren Herzhäutchens« KÖLLIKER's. Ein Lumen kann ich an den Präparaten dieser Schnittserie und auch an den Schnittserien durch andere, gleichalterige Embryonen nicht oder doch nicht mit Deutlichkeit wahrnehmen. Die Frage, woher diese Zellgruppe stammt, habe ich trotz vielfacher Bemühungen nicht mit Sicherheit zu lösen vermocht, doch hoffe ich, dass mir dies an Selachier- oder an Säugethierembryonen gelingen werde. Bei den Amphibien erschweren die vielen Dotterplättchen, die alle Zellen erfüllen, die Entscheidung dieser Frage; ich werde aber später mehrere Gründe anführen, die mit einiger Wahrscheinlichkeit für die Ansicht sprechen, dass die erste Anlage des Endothelsäckchens mit der früher erwähnten und in Fig. 2 abgebildeten ventralen Rinne des Darmes in genetischer Beziehung stehe, mit anderen Worten, dass sie dem Entoderm ihre Entstehung verdanke.

Die erwähnte Zellgruppe nimmt schon am nächsten Schnitte beträchtlich an Umfang ab und am zweitnächsten, den ich in Fig. 7 wiedergegeben habe, sind nur mehr drei Zellkerne zu sehen (*end*).

Noch zwei Schnitte weiter nach rückwärts ist sie vollkommen verschwunden.

An dem Schnitte der Fig. 7 sieht man ferner, dass die beiden, von den Seitenplatten umschlossenen Höhlen geräumiger geworden und zugleich so nahe an einander gerückt sind, dass sie in der Mittelebene nur durch eine einfache Zellschicht getrennt werden. Noch viel geräumiger sind dieselben an dem Schnitte der Fig. 8, drei Schnitte hinter dem der Fig. 7, doch treten sie weder hier, noch auch weiter nach rückwärts mit einander in Verbindung. An Fig. 8 sieht man endlich auch, dass die beiden Verbindungsplatten des Mesoderms an der Stelle, wo weiter vorn die Endothelanlage zu sehen war, durch eine scharfe Trennungslinie von einander geschieden sind.

Das Ektoderm ist vom vorderen Ende der Endothelanlage an nach rückwärts dünn und seine Zellkerne stehen weit von einander ab (vgl. Fig. 6—8).

Es kann nun keinem Zweifel mehr unterliegen, dass die Mesodermhöhle der Fig. 6, 7 und 8, so wie der nächstfolgenden Schnitte nichts Anderes, als die primitive Pericardialhöhle ist, dass ferner die Pericardialhöhle Anfangs aus zwei getrennten Hälften besteht und dass sie endlich aus der Vereinigung der ventralen Theile der Hyoidhöhlen mit den darauffolgenden Kiemenbogenhöhlen hervorgeht. Ich hebe ausdrücklich hervor, dass die Pericardialhöhle aus der Verschmelzung nur der ventralen Theile der Hyoid- und der eigentlichen Kiemenbogenhöhlen entsteht. Wenn man Sagittalschnittserien durch Embryonen dieses und, noch besser, des nächstfolgenden Stadiums zu Rathe zieht, kann man sich leicht überzeugen, dass sowohl der Hyoidbogen, als auch die eigentlichen Kiemenbogen, so weit sie an der Seite des Kopfes spangenartig hervorspringen, spaltförmige Mesodermhöhlen besitzen, dass dagegen ventralwärts, wo die Bogen keine Wülste mehr hervorwölben, die spaltförmigen Lumina jederseits zu einer einzigen großen Höhle zusammenfließen.

Nach hinten findet die Pericardialhöhle zu dieser Zeit keinen Abschluss; sie geht vielmehr kontinuirlich in die von den Seitenplatten umschlossene Höhle des Mesoderms, also in die Pleuroperitonealhöhle, über.

Kehren wir nun noch einen Augenblick zu dem Schnitte zurück, den ich in Fig. 7 abgebildet habe. Wir sehen hier von der primitiven Herzanlage eine Zellplatte ventralwärts zu dem parietalen Pe-

ricardialblatte ziehen (*mes.a*), eine Zellplatte, die wir als Mesocardium anterius bezeichnen müssen. Aus der von mir gegebenen Darstellung geht aber hervor, dass dieses Mesocardium anterius durch die Verschmelzung der beiden Verbindungslamellen der Seitenplatten entstanden ist.

Ich will nun eine Darstellung der Verhältnisse bei einem noch etwas älteren Embryo folgen lassen. Ich habe den Kopf eines solchen Embryo in Fig. 19 in schiefer Seitenansicht von unten und rechts abgebildet. Der Kopf war etwas nach links geneigt. Man sieht bei *au* die Hervorwölbung, welche von der rechten Augenblase gebildet wird, bei *m* die äußere Mundbucht, bei *md* den Mandibularbogen, bei *hy* den Hyoidbogen, bei *k'* den ersten und bei *k''* den zweiten Kiemenbogen. Letzterer ist aber nur nach vorn gegen den ersten Kiemenbogen scharf begrenzt, während eine hintere Grenze fehlt oder doch nur sehr undeutlich ausgeprägt ist. Der dritte eigentliche Kiemenbogen hat sich noch nicht differenzirt. Zu bemerken ist noch, dass die Mundbucht nur desshalb so scharf hervortritt, weil hier der Entodermpfropf an eine sehr dünne und an Zellkernen arme Stelle des Ektoderms herantritt; die Bucht ist, wie aus Quer- und Längsschnitten hervorgeht, sehr seicht und hat, wie die Flächenansicht lehrt, eine viereckige Form. An der hinteren Ecke treten die beiden Mandibularbogenhälften mit einander in Verbindung. Hinter der Mundbucht und der Vereinigungsstelle dieser Bogenhälften wölbt sich die Herzgegend hervor; unterhalb derselben sieht man den Dotter. Aus den Schnittserien durch das vordere Kopfende eines Embryo dieses Stadiums ergiebt sich, dass an der Stelle, an welcher die Augenblase das Ektoderm berührt, sich bereits die Linsenanlage zu bilden beginnt. Diese stellt sich als eine Verdickung der tiefen Schicht des Ektoderms dar. Gleichzeitig hat sich die Augenblase eingestülpt, so dass man schon jetzt an derselben ein dünnes, einschichtiges äußeres und ein dickes mehrschichtiges inneres Blatt unterscheiden kann.

Ich beginne mit der Beschreibung einer Querschnittserie. Der erste abgebildete Schnitt (Taf. XVI Fig. 9) geht durch das hinterste Ende der Mundbucht. Der Entodermpfropf ist an dieser Stelle schmal, vom Ektoderm scharf abgegrenzt, das Ektoderm selbst lässt deutlich die beiden bekannten Lamellen unterscheiden. Weiter vorn, namentlich dort, wo die Mundbucht die größte Breite besitzt (vgl. Fig. 19) sind die Verhältnisse wesentlich andere; hier ist der Entodermpfropf sehr breit und reicht tief ins Ektoderm hinein; die Grenze

zwischen beiden ist kaum erkennbar und dem Ektoderm scheint die innere Schicht ganz zu fehlen, während die äußere eine sehr dünne Lamelle darstellt, in welcher in großen Entfernungen flache Kerne liegen (vgl. den Sagittalschnitt auf Taf. XVI Fig. 18). Entsprechend der äußeren, seichten Bucht sieht man auch innen eine ziemlich tiefe Ausbiegung der Mundhöhle (Fig. 9), die ich als innere Mundbucht bezeichnen will; sie reicht indess nicht so weit nach vorn, als die äußere Mundbucht. Zu beiden Seiten des Entodermpfropfes sieht man, wie schon bei den jüngeren Embryonen, die Durchschnitte durch den Mandibularbogen. Die beiden Bogenhälften bieten wesentlich dasselbe Bild, wie früher; auch jetzt sehen wir wieder in jeder Hälfte eine spaltförmige Höhle, begrenzt von zwei Schichten, von denen die innere reich, die äußere arm an Dotterplättchen ist; auch jetzt erscheint die dorsale Wand der Mandibularhöhle als die dünnste. Die Stelle, an welcher sich jederseits über dem Durchschnitte des Mandibularbogens das Entoderm dicht an das Ektoderm anlegt, entspricht der ersten inneren Kiementasche. Man muss eben immer im Gedächtnisse behalten, dass die Kiemenbogen in schiefer Richtung von vorn und oben nach hinten und unten verlaufen und dass also die Schnitte sich mit den Kiemenbogen in schiefer Richtung kreuzen.

Verfolgen wir die Serie weiter nach rückwärts, so finden wir, dass sich die Verbindung des Entodermpfropfes mit dem Ektoderm alsbald löst und gleichzeitig die beiden Hälften des Mandibularbogens auf einander zu treten. Der fünfte Schnitt, von dem in Fig. 9 abgebildeten an gezählt, zeigt uns die in Fig. 10 dargestellten Verhältnisse. Schon am sechsten Schnitte vereinigen sich die beiden Mandibularbogenhälften und der neunte Schnitt, der in Fig. 11 abgebildet ist, zeigt uns dieselben durch eine ganz ansehnliche, zwei Zellschichten dicke Brücke mit einander in Verbindung. Gleichzeitig ist die Mandibularhöhle zu einer engen, schwer sichtbaren Spalte geworden.

So wie wir aber beim Verfolgen der Querschnittserie den Mandibularbogen allmählich verschwinden sehen, nehmen wir zugleich wahr, dass die Querschnitte der beiden Hyoidbogenhälften tiefer und tiefer nach abwärts rücken. In Fig. 11 liegen sie nach aus- und aufwärts von den vereinigten Mandibularbogenhälften.

Am Boden der Mundhöhle zieht eine Rinne von der inneren Mundbucht bis an den hinteren Rand des Mandibularbogens. Vom Hyoidbogen an erhöht sich der Mundboden und zieht abgeflacht nach

hinten bis zur Grenzfalte (Goette), um sich sodann steil nach abwärts zu senken[1] (Fig. 18 *gf*). An der Grenze zwischen Mandibular- und Hyoidbogen trifft man auf die früher erwähnte quere Furche, welche vielleicht jederseits in die erste innere Kiemenfurche sich fortsetzt.

Die nächste Figur (Fig. 12) zeigt uns den vierzehnten Schnitt der Serie[2]. Die beiden Hyoidbogenhälften haben sich, unter gleichzeitiger Verschmelzung ihrer Verbindungsplatten, in der Medianlinie mit einander vereinigt. Zwischen Hyoidbogen und ventraler, abgeflachter Darmwand sieht man das, hier stark in die Quere gezogene Endothelsäckchen; nahe dem rechten und linken Ende desselben gewahrt man ein kleines rundliches Lumen; beide Lumina stehen durch eine nicht sehr scharf ausgeprägte Spalte in Verbindung. Die Länge des queren Durchmessers des Endothelsäckchens nimmt nach hinten ungemein rasch ab; schon im nächsten Schnitte ist sie kaum halb so groß und im zweitnächsten, den ich in Fig. 13 wiedergegeben habe, ist der quere Durchmesser kaum größer, als der dorsoventrale. Sowohl aus diesem Verhalten, als auch aus einem Vergleiche mit dem früher beschriebenen Stadium und endlich auch aus der ganzen Konfiguration der Herzanlage unseres Embryo geht, wie ich glaube, mit Sicherheit hervor, dass wir die quer verbreiterte Endothelmembran der Fig. 12 mit ihren beiden Lumina als die erste Spur des vordersten Aortenbogens anzusehen haben. Daraus erhellt aber, dass das Endothel dieses Bogens als Derivat des Endothels des Herzens oder des »inneren Herzhäutchens« aufzufassen ist. Der Einwand, den man vielleicht gegen die Ansicht, dass wir es in Fig. 12 mit der ersten Anlage der Aorten zu thun haben, erheben könnte, dass nämlich diese nicht im Mandibularbogen, sondern im Hyoidbogen gelegen sei, ist, wie mir scheint, von keinem Gewichte; denn es ist wohl die Annahme gerechtfertigt, dass diese Aortenanlagen bei ihrem weiteren Auswachsen in den Bereich des Mandibularbogens hineingelangen.

Die Fig. 13 zeigt uns außer der geringen Größe des Endothelrohres noch eine andere Eigenthümlichkeit. Wir finden nämlich, dass sich jetzt die beiden Hälften der Pericardialhöhle zu einer ge-

[1] Ich habe den von Goette gebrauchten Namen »Grenzfalte« beibehalten, obwohl die Verhältnisse beim Salamander (schon wegen der anderen Krümmung des Embryo) nicht ganz denjenigen bei den Batrachiern entsprechen.

[2] Ich zähle stets den Schnitt der Fig. 9 als ersten; in Wirklichkeit ist dieser aber der 72. der ganzen Serie.

meinsamen Höhle vereinigt haben. Diese Vereinigung erstreckt sich noch durch mehrere Schnitte rückwärts. Später, so am 21. Schnitte (Fig. 14), treten dünne Protoplasmastränge auf, welche das Pericardium parietale mit dem Pericardium viscerale verbinden, noch weiter hinten, so am 24. Schnitte (Fig. 15), findet man auch einzelne Kerne in diesen Strängen und endlich (Fig. 16 und 17) vom 25. Schnitte angefangen ist wieder ein wohlentwickeltes Mesocardium anterius vorhanden. Durch einen Vergleich dieser Schnitte ersieht man auch, dass die Pericardialhöhle in der Richtung von vorn nach hinten beträchtlich an Umfang zunimmt.

Die Pericardialhöhle stellt also um diese Zeit nur in der Mitte oder etwas vor der Mitte ihrer Länge einen einheitlichen Raum dar und läuft nach vorn und hinten in je zwei Zipfel aus. Die vorderen, kürzeren, liegen im Hyoidbogen (Fig. 12), die hinteren, längeren und geräumigeren, gehen kontinuirlich in die von der Pericardialhöhle noch nicht gesonderte Pleuroperitonealhöhle über.

Wir müssen nun aber auch das Endothelsäckchen vom Schnitte der Fig. 13 an nach rückwärts verfolgen. Es zeigt sich an demselben das Bestreben, die Berührung mit dem Entoderm aufzugeben und ventralwärts zu rücken. Ein eigenthümliches Bild zeigt uns die Fig. 15; hier liegt noch eine ganz kleine, aus zwei Zellen bestehende Partie dem Entoderm an, während das eigentliche Endothelrohr schon die Anlagerung an den Darm aufgegeben hat. Dieses Verhalten findet sich indess nur an einem einzigen Schnitte; schon der nächstfolgende (Fig. 16) zeigt ein ähnliches Bild, wie der Schnitt der Fig. 14. An zwei anderen, gut gelungenen Querschnittserien durch Embryonen aus demselben Mutterthiere habe ich nichts dem Verhalten der Fig. 15 Ähnliches gesehen und halte dies daher für einen zufälligen Befund. Wenn wir endlich noch weiter nach hinten gehen, so finden wir das Endothelrohr ganz außer Kontakt mit der ventralen Darmwand (Fig 18). Hier sehen wir auch schon ein wohlentwickeltes Mesocardium posterius und finden endlich auch, dass die beiden Lamellen desselben durch eine scharfe Trennungslinie von einander geschieden sind. An den nächstfolgenden Schnitten wiederholt sich das hier gegebene Bild; später wird das Endothelrohr etwas breiter und scheint in die Anlagen der Venae omphalo-mesentericae überzugehen, so dass alsdann auch deren Endothel ein Derivat des primitiven Endothelsäckchens darstellen würde. Doch sind meine Untersuchungen nicht ausreichend, um diese Frage zu entscheiden.

Fassen wir die Verhältnisse des Herzens und des Pericards, wie sie der Querschnitt der Fig. 18 zeigt, kurz zusammen, so können wir sagen: am Pericardium parietale müssen wir zwei Theile unterscheiden: der eine geht aus dem visceralen Blatte der Seitenplatten, einem Theile der Splanchnopleura oder des Darmfaserblattes, hervor und legt sich dicht der ventralen Seite des Vorderdarmes an; der andere geht aus dem parietalen Blatte der Seitenplatten, einem Theile der Somatopleura oder des Hautfaserblattes, hervor und legt sich der Innenfläche des Ektoderms an. Von beiden Theilen gehen Mesocardien zum Herzen. Das Mesocardium posterius vom visceralen, das Mesocardium anterius vom parietalen Blatte der Seitenplatten. Das Herz selbst besteht aus zwei Lamellen, einer inneren endothelialen, und einer äußeren, die zum Pericardium viscerale und zur Herzmuskulatur wird.

Betrachten wir endlich noch den in Fig. 18 abgebildeten Sagittalschnitt durch einen Embryo des gleichen Alters. Der Schnitt ist einer lückenlosen Serie entnommen und liegt etwas zur Seite der Medianebene; daher ist denn auch das Endothelrohr nur im vordersten verbreiterten Theile zu sehen; weiter rückwärts ist bloß das viscerale Pericard angeschnitten. Das, worauf es mir hier besonders ankommt, ist, zu zeigen, dass die Pericardialhöhle nicht bis in den Mandibularbogen hineinreicht, sondern im Hyoidbogen ihr vorderes Ende findet.

Vergleicht man die Präparate einer solchen Sagittalschnittserie sorgfältig mit einander und richtet man seine Aufmerksamkeit namentlich auf den Anfang und das Ende der Serie, so gelingt es bald, sich davon zu überzeugen, dass die Pericardialhöhle jedes Mal zwischen je zweien einander folgenden Kiementaschen mit den spaltförmigen Mesodermhöhlen im Bereiche des wulstförmig an der Seitenfläche des Kopfes vorspringenden Abschnittes des Hyoid- und der eigentlichen Kiemenbogen kommunicirt, mit anderen Worten, dass, wie schon angeführt, die Pericardialhöhle nur den ventralen erweiterten Theil der Mesodermhöhle des Hyoidbogens und der eigentlichen Kiemenbogen darstellt.

Untersucht man endlich noch weiter entwickelte Embryonen von Salamandra maculosa, Salamandra atra oder Triton taeniatus, solche, bei denen schon alle Kiemenbogen zur Ausbildung gelangt sind und endlich solche, an denen schon die Kiemenblättchen hervorzusprossen begonnen haben, so sieht man, wie gleichzeitig mit der Ortsveränderung des Herzens die spaltförmigen Mesodermhöhlen der Kiemenbogen zu obliteriren beginnen und schließlich spurlos verschwinden.

Zum Schlusse will ich noch eine Thatsache anführen, die zwar mit dem hier behandelten Thema nicht direkt zusammenhängt, die aber von allgemeinerem Interesse ist und daher einiger Beachtung werth erscheint. Ich finde fast in jedem meiner Schnitte Kerntheilungsfiguren; sie sind durchwegs durch Platinchlorid in der vorzüglichsten Weise konservirt und es stellt sich nun heraus, dass, selbst wenn eine Zelle über und über mit Dotterplättchen erfüllt ist, die chromatische Figur in Beziehung auf Anordnung und Vertheilung der Fadenschleifen nicht die geringste Störung erleidet. Die Dotterplättchen spielen eine durchaus passive Rolle; sie werden von den chromatischen Fäden aus einander gedrängt und so verlagert, wie es zur vollen Entfaltung der Kerntheilungsfiguren nöthig erscheint. An den Embryonen von Salamandra atra, die sich durch große Schärfe und Klarheit ihrer Elemente auszeichnen, habe ich mich überzeugen können, dass die Dotterplättchen Krystalle sind. Woraus sie bestehen, kann ich aber nicht sagen. Häufig sieht man sie in dünne Lamellen zerfallen.

Es sollen nun zunächst die wichtigsten Litteraturangaben Berücksichtigung finden, sodann einige Fragen von allgemeinerer Bedeutung erörtert werden und schließlich der Versuch gemacht werden, die komplicirten Vorgänge, die sich bei der paarigen Herzentwicklung der Knochenfische, Vögel und Säugethiere abspielen, auf die einfachen, hier beschriebenen Erscheinungen zurückzuführen.

In seiner ersten Arbeit[1] bemerkt Goette, dass die Herzbildung mit den beiden Venenschenkeln beginne. »Die Venenschenkel entstehen dadurch, dass gewisse Dotterkernzellen an der Grenze des mittleren Keimblattes in Blutzellen zerfallen und dass die so geschaffenen, schon gefüllten Räume durch ähnliche Umbildung in der Umgebung sich zu kurzen Kanälen erweitern. Wo sie zusammenstoßen, entwickelt sich das Herz.« Goette scheint aber diese Ansicht später wieder fallen gelassen zu haben; wenigstens geschieht ihrer in seinem Hauptwerke keine Erwähnung mehr. Ich habe gegen sie in erster Linie meine Beobachtungen an Salamanderembryonen anzuführen, aus denen hervorgeht, dass das Herz in seiner Anlage schon vorhanden ist, wenn noch keine Blutzellen gebildet sind; in zweiter Linie möchte ich bemerken, dass die Ab-

[1] Untersuchungen etc. pag. 112—114.

bildungen Goette's so schematisch sind, dass sich aus ihnen kein Schluss ziehen lässt. Im Wesentlichen läuft Goette's Darstellung darauf hinaus, dass er die Herzbildung in Zusammenhang bringt mit einer Faltenbildung des Darmfaserblattes, während er die Pericardialhöhle aus dem Spaltraum ableitet, der durch die Trennung der Seitenplatten in Hautfaser- und Darmfaserblatt entsteht.

In der letzteren Beziehung auf demselben Standpunkte steht Oellacher, der zwei Jahre später, ohne von der Arbeit Goette's etwas gewusst zu haben, die Herzentwicklung von Bufo cinereus untersuchte. Über die Bildung der Pericardialhöhle äußert er sich dahin, dass sie »ihre Entstehung zunächst der Ausstülpung der Darmfaserplatte verdanke, durch welche diese und die Hautmuskelplatte zum Auseinanderweichen gebracht werden; dazu musste jedoch die Spaltung des mittleren Keimblattes nothwendig vorausgehen«[1]. Dieser Auffassung ist später Goette mit Recht entgegengetreten[2].

In seinem Hauptwerke geht Goette des Genaueren auf die von ihm schon früher geschilderte Faltenbildung des Darmfaserblattes ein und beschreibt namentlich auch die topographischen Beziehungen der primitiven Herzanlage zu dem Hyoid- und den eigentlichen Kiemenbogen[3]. Es ist indessen schwer, eine gedrängte Zusammenfassung seiner Anschauungen zu geben und ich bemerke daher nur, dass gerade diejenigen Punkte, auf die es mir vorwiegend ankam, bei Goette keine Berücksichtigung finden. Es scheinen diesem Forscher weder lückenlose Querschnitt- noch Sagittalschnittserien zur Verfügung gestanden zu haben und es musste derselbe daher über die Existenz und den Zusammenhang der ventralen Coelomabschnitte des Kopfes und namentlich über den Zusammenhang der spaltförmigen Mesodermhöhlen der Kiemenbogen mit der primitiven Pericardialhöhle im Unklaren bleiben. Auch über die Bildung und Bedeutung der Mesocardien finden sich keine Angaben. Immerhin verdienen aber seine Beobachtungen in vielfacher Hinsicht die vollste Beachtung. So hat Goette namentlich die ursprüngliche Kontinuität der Pericardial- und Pleuroperitonealhöhle, worauf schon früher Oellacher, allerdings nur ganz im Allgemeinen, hingewiesen hatte, richtig erkannt; endlich finden sich noch interessante Bemerkungen über die Bildung der endothelialen Auskleidung des Herzens, auf welche ich weiter unten noch zurückkommen werde.

[1] l. c. pag. 160. [2] Unke pag. 776.
[3] l. c. pag. 219 u. ff. und pag. 745 u. ff.

Zuvor möchte ich aber mit ein paar Worten die lehrreiche Arbeit Van Wijhe's[1] »über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes« besprechen, da sich aus derselben, wenn sie auch in keiner direkten Beziehung mit dem von mir behandelten Gegenstande steht, doch einige für die hier angezogenen Fragen wichtige Vergleichspunkte ergeben. Nach Van Wijhe enthält in dem jüngsten von ihm beschriebenen Stadium (Stadium I nach Balfour) das erste Mesodermsegment keine Höhle. Die erste Mesodermhöhle (das erste Coelomsegment) liegt im zweiten Mesodermsegmente; ihr ventraler Theil ist die Mandibular- oder Kieferhöhle. Der ventrale Theil des zweiten Coelomsegmentes (im dritten Mesodermsegmente gelegen) ist die Hyoidhöhle; das vierte Mesodermsegment liegt gerade unter dem Gehörgrübchen.

Ich möchte nun die Vermuthung aussprechen, dass das erste Mesodermsegment Van Wijhe's nicht als Segment aufzufassen sei, sondern als der vorderste unsegmentirte Abschnitt des Mesoderms, welcher dem prächordalen Theile des Schädels entspricht. In diesem Segmente tritt allerdings nachträglich eine Höhle auf, doch dürfte gerade dieses verspätete Auftreten eher für meine Auffassung, als für diejenige Van Wijhe's sprechen. Auch die Lagerung zur Chorda und zum Vorderende des Darmes scheint mir der Ansicht Van Wijhe's nicht günstig zu sein. Damit soll keineswegs die Existenz dieses prächordalen, unsegmentirten Mesoderms in Frage gezogen werden; ich sehe es selbst an meinen Salamanderembryonen mit aller Bestimmtheit an der von Van Wijhe angegebenen Stelle.

Über die ventrale Leibeshöhle der Kopfsegmente bemerkt Van Wijhe: »Die ventrale Leibeshöhle wird in dieser Periode (Stadium I) im Kopfe nur durch die unpaare Pericardialhöhle und die paarige Kieferhöhle repräsentirt. Beiderlei Räume kommuniciren nur potentiell, da die Wände der nach vorn in zwei Zipfel ausgezogenen Pericardialhöhle sich zwar in diejenigen der Kieferhöhle fortsetzen, unter der ersten Kiementasche einander aber berühren« (pag. 7). Diese Bemerkung kann, wenn ich sie richtig verstehe, nach meinen Ergebnissen an Salamanderembryonen nicht ganz zutreffend sein. Allerdings geht auch bei den Salamanderembryonen des dritten von mir beschriebenen Stadiums die Pericardialhöhle nach vorn in zwei Zipfel aus, aber die Wände der Höhle gehen nicht in die Wände der

[1] Amsterdam 1882.

Mandibularhöhle über und die beiden zipfelförmigen Verlängerungen entsprechen daher nicht den beiden Hälften der Mandibularhöhle, sondern den in den beiden Hyoidbogenhälften gelegenen Abschnitten des ventralen Coeloms. Die Mandibularhöhle dagegen ist gegen das Pericard vollkommen abgeschlossen. Im Übrigen geht jedoch aus Van Wijhe's Beschreibung und Abbildungen die große Übereinstimmung in der Bildung der Pericardialhöhle der Selachier mit der der Amphibien aufs klarste hervor.

Ich komme nun zu einem Gegenstande, der von der größten principiellen Wichtigkeit ist, und von dem ich nur bedauern kann, dass ich nicht im Stande bin, denselben endgültig zu erledigen. Wenigstens hoffe ich durch diese Bemerkungen die Aufmerksamkeit der Embryologen darauf zu lenken. Ich meine die Frage nach dem Ursprunge des Endothels.

Es wurde oben auf die Rinne aufmerksam gemacht, welche bei Salamanderembryonen einige Zeit vor dem Erscheinen der Herzanlage hinter dem Mandibularbogen an der ventralen Seite der Mundhöhle in sagittaler Richtung nach rückwärts verläuft (Taf. XV Fig. 2). Diese Rinne entspricht nach Lage und Verlauf genau jener Stelle, an der bald darauf das Endothelsäckchen erscheint. Ich habe nun sehr zahlreiche Embryonen untersucht, um etwas Bestimmtes über den von mir vermutheten genetischen Zusammenhang zwischen jener Rinne und dem Endothelsäckchen zu erfahren, bin aber dabei, wie erwähnt, zu keinem sicheren Resultate gelangt. Jedoch haben mich meine Untersuchungen immer mehr und mehr in meiner Vermuthung bestärkt; ich habe namentlich nicht das Geringste finden können, was auf einen Zusammenhang des Endothelsäckchens mit dem Mesoderm der Seitenplatten zu beziehen gewesen wäre; andererseits habe ich mehrmals Schnitte gesehen, an denen ich nur mit einiger Überwindung eine Grenze zwischen Endothel und Entoderm ziehen konnte.

In der Litteratur giebt sich in der Ableitung des Endothelsäckchens eine große Unsicherheit zu erkennen. Am vorsichtigsten ist Kölliker, der der Frage nach dem Ursprunge des von ihm sogenannten »inneren Herzhäutchens« ganz aus dem Wege geht und sich damit begnügt, die Existenz dieses Häutchens zu konstatiren. Balfour ist gleichfalls bei seiner Untersuchung der Selachierentwicklung im Unklaren geblieben; er sagt: »The cavity of the heart is circumscribed by a more or less complete epithelioid (endothelial) layer of flattened cells, connected with the splanchnic wall of the

heart by protoplasmic processes. The origin of this lining layer I could not certainly determine, but its connection with the splanchnic mesoblast suggests, that it is probably a derivative of this«[1]. In der beigegebenen Anmerkung jedoch und später in seinem Handbuch der vergl. Embryologie[2] spricht er sich mit Rücksicht auf das Hühnchen ganz entschieden für eine Ableitung des Endothels vom »splanchnischen Mesoblast« aus. Aber sowohl die ganze Beschreibung des Vorganges, als auch die beigegebenen Abbildungen sind so wenig vertrauenerweckend, dass ich, selbst wenn Balfour's Ansicht sich als richtig herausstellen sollte, unmöglich darauf ein Gewicht legen könnte. In ganz anderem Sinne, immerhin aber wieder nicht klar genug, spricht sich Goette über diesen Gegenstand aus: er sagt[3]: »Die eigentliche Herzhöhle ist in der Lücke zu suchen, welche zwischen dem sich hebenden Darmblattboden der Schlundhöhle und der von den Kiemenbogen gleichsam herabhängenden Seitenplatte, genauer gesagt, deren Visceralblatte entsteht. Während diese beiden Blätter aus einander weichen, löst sich eine lockere, nicht zusammenhängende Schicht vom Darmblatte ab, um vielleicht in Verbindung mit einigen vom Visceralblatte stammenden Bildungszellen eine zarte, zunächst bloß untere und seitliche Auskleidung der primitiven Herzhöhle zu bilden.« Demnach leitet Goette das Endothelsäckchen vom Entoderm ab, giebt aber auch die Möglichkeit einer Betheiligung der Darmfaserplatte an seiner Bildung zu. Von letzterer Möglichkeit ist indess später bei Besprechung der Litteraturangaben nicht mehr die Rede[4]. Wollte man die stark schematisirten Abbildungen des Goette'schen Werkes als Beweismittel heranziehen, so könnte man nun freilich keinen Augenblick darüber in Zweifel bleiben, dass das Endocard ein Produkt des Darmdrüsenblattes sei[5]. Entschiedener spricht sich Goette über den Zusammenhang von Endothel und Entoderm in Beziehung auf die Knochenfische und Säugethiere aus; ja er bemerkt geradezu: »bei jungen Kaninchenembryonen sah ich das Darmblatt sehr deutlich in das Innere der Herzhälften hineingezogen und mit dem Endocardialsack im Zusammenhang, so dass ich den letzteren eben so wie bei Batrachiern und Fischen für ein

[1] A monograph on the Development of the elasmobranch fishes. 1878, pag. 230.

[2] II. pag. 568 und 569.

[3] Unke, pag. 746.

[4] Ebenda, pag. 776 und ff.

[5] Taf. VII Fig. 133 und 134.

Erzeugnis des Darmblattes halten möchte«. Aber gerade dieses »möchte« lässt uns schließen, dass GOETTE noch gegründeten Zweifeln Raum geben musste. Für den primitiven und genetischen Zusammenhang des Endothels mit dem Darm scheint mir übrigens auch ein Vergleich der Resultate HENSEN's mit denen KÖLLIKER's über die Herzentwicklung des Kaninchens zu sprechen. An der unten wiedergegebenen Abbildung KÖLLIKER's sieht man in der Nähe der mit *sw* bezeichneten Stelle eine ganz kleine Ausbuchtung des Darmblattes, ein Divertikel, welches genau dort gelegen ist, wo früher eine kontinuirliche Verbindung mit dem »inneren Herzhäutchen« existirt haben müsste. An einem von HENSEN gegebenen Querschnittsbilde[1] sieht man nun in der That die ersten Endothelzellen (Zellen des Gefäßblattes nach HENSEN) direkt dem Darmdrüsenblatte aufliegen. Daraus geht hervor, dass das Endothelsäckchen allmählich nach außen gerückt ist, während es Anfangs eben so wie bei den Selachiern, Amphibien und Vögeln dem Entoderm direkt aufgelagert war.

Man hat sich so sehr daran gewöhnt, das Herz und die Gefäße aus dem Mesoderm entstehen zu lassen oder sie etwa gar aus einem eigenen Gefäßblatte, dessen Existenz ich bestreite, abzuleiten, dass man es für gewagt halten muss, an dieser liebgewordenen Ansicht zu rütteln. Aber man hat eben zu wenig bedacht, dass Herz und Gefäße aus zwei wesentlich von einander verschiedenen Theilen bestehen und dass das eigentlich Wesentliche des Gefäßsystems im Endothel liegt. Wenn es nun auch nicht zweifelhaft sein kann, dass die muskulösen und bindegewebigen Hüllen des Herzens und der Gefäße dem Mesoderm angehören, so muss doch andererseits betont werden, dass wir über die Abstammung des Endothels heute noch völlig im Unklaren sind und dass es zum mindesten als eben so wahrscheinlich gelten muss, dass dieses vom Entoderm, als dass es vom Mesoderm seinen Ursprung nehme.

Die Beobachtung, dass bei den Amphibien die ersten Aortenbogen durch Auswachsen des Endothelsäckchens entstehen, legt uns aber noch die Frage nahe, ob nicht vielleicht auch das Endothel aller anderen Gefäße in letzter Instanz auf die Zellen des Endothelsäckchens zurückzuführen sei, mit anderen Worten, ob nicht vielleicht alle Gefäße in derselben oder in ähnlicher Weise entstehen,

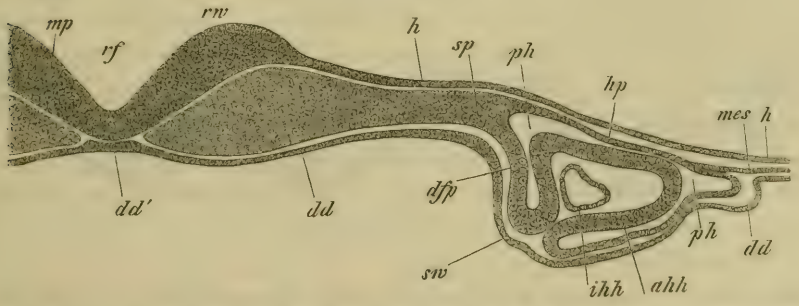
---

[1] Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschr. f. Anatomie und Entwicklungsgeschichte. I. Bd. 1876, Taf. X Fig. 37, pag. 367 und 368.

wie die Kapillaren. In der Vermuthung, dass dem so sei, bestärkt mich namentlich eine Beobachtung, die ich wiederholt an Hühnerkeimscheiben aus der zweiten Hälfte des zweiten Tages angestellt habe. An solchen Keimscheiben kann man mit stärkeren Vergrößerungen ganz deutlich sehen, wie von den beiden Venae omphalo-mesentericae zarte Endothelsprossen ausgehen, die mit einander in netzförmige Verbindung treten und schließlich zu den Blutinseln führen.

Ich will zum Schlusse noch zeigen, in welch' einfacher Weise die von mir beschriebene Herzentwicklung der Urodelen mit den, scheinbar so komplicirten Vorgängen der Herzbildung der Knochenfische, Vögel und Säugethiere in Einklang zu bringen ist oder, besser gesagt, wie sich die doppelte Herzbildung auf die einfache zurückführen lässt. Ich gehe dabei von den Beobachtungen KÖLLIKER's an Kaninchenembryonen aus; einerseits, weil mir dieselben die genauesten zu sein scheinen, die wir bisher über doppelte Herzbildung besitzen, andererseits, weil KÖLLIKER's Abbildungen so sehr den Stempel der Naturwahrheit an sich tragen, dass man nicht zu befürchten hat, durch sie zu irrigen Schlüssen geleitet zu werden. Übrigens würde sich derselbe Nachweis, nur mit

Fig. 1.



rf Rückenfurche, *rw* Rückenwülste, *mp* Medullarplatte, *h* Hornblatt, *hp* Hautplatte, *dfp* Darmfaserplatte, sich fortsetzend in die äußere Herzhaut *ahh*, *ihh* innere Herzhaut (Endothelrohr), *ph* Parietalhöhle, die das Herz umschließt, *mes* mittleres ungetheiltes Keimblatt jenseits der Herzanlage, *dd* Darmdrüsenblatt, *dd'* Chordaanlage, *sw* Seitenwand des sich entwickelnden Schlundes (nach KÖLLIKER).

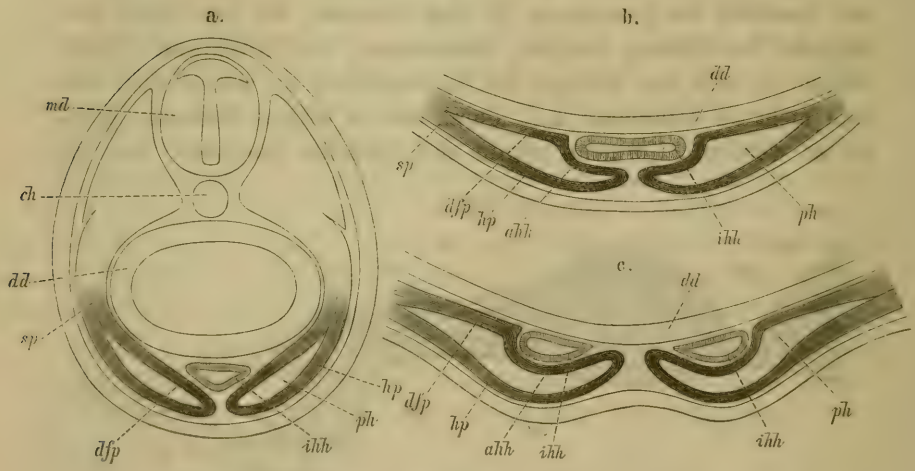
geringfügigen Modifikationen, für die Knochenfische und Vögel erbringen lassen.

Die vorstehende Figur zeigt uns etwas mehr als die Hälfte eines Querschnittes durch den Kopf eines Kaninchenembryo von acht Tagen und 14 Stunden. Der Embryo besaß schon acht Urwirbel und

es geht wohl auf den ersten Blick hervor, dass das Stadium der Herzbildung, das er uns vorführt, nicht das jüngste ist. Hensen hat schon an einem Embryo mit vier Urwirbeln die Anlage des Herzens gesehen[1] und auch Kölliker erwähnt jüngere Stadien der Herzentwicklung. Die Figur ist aus der beigegebenen Erklärung leicht verständlich und ich will nur auf die Beziehungen des äußeren und inneren Herzhäutchens (*ahh* und *ihh*) zur Pericardialhöhle (*ph*) und zum Mesoderm hinweisen.

Die Fig. 2 zeigt uns drei Etappen der phylogenetischen Entwicklung des Herzens; wir gehen dabei von einem Stadium aus, in welchem die Seitenplatten (*sp*) in der Medianebene noch nicht mit einander verschmolzen sind (*a*). Das Bild entspricht den beim Salamander nach der ersten Differenzirung des Endothelsäckchens (*ihh*) vorgefundenen Verhältnissen in allen wesentlichen Punkten. Daraus leitet sich ganz leicht das in *b* gegebene Bild ab. Das Endothelsäck-

Fig. 2.



chen ist in die Breite gezogen, auf dem Querschnitte biskuitförmig geworden und die auf dasselbe fortgesetzte und es von außen bedeckende Darmfaserplatte (*dfp*) bildet die Anlage des äußeren Herzhäutchens (*ahh*). Allmählich weicht das Endothelsäckchen, bei noch größerer Verbreiterung der Bauchseite des Embryo, in zwei Bläschen aus einander (*c*), von denen jedes die gleichen Beziehungen zum

[1] Auch ich habe an einem Kaninchenembryo mit vier Urwirbeln die Herzanlage gesehen. (Späterer Zusatz.)

mittleren Keimblatte aufweist. Damit sind wir aber schon bei einem Zustande angelangt, der uns in der einfachsten Weise zu dem Bilde der Fig. 1 hinüberführt. Man braucht sich nur den Embryo durch einen medianen Sagittalschnitt ventralwärts gespalten und die beiden Hälften flächenhaft ausgebreitet zu denken und man wird die große Ähnlichkeit des dadurch erzielten Bildes mit dem von Kölliker gegebenen nicht verkennen. Zwar liegt an dem von uns gegebenen Bilde (Fig. 2 *c*) das Endothelsäckchen noch direkt dem Darmdrüsenblatte auf; aber ganz dasselbe ist nach Goette und Hensen Anfangs auch bei den Säugethieren der Fall; erst später rückt dieses Säckchen mehr nach außen und giebt den Kontakt mit dem Darme auf.

Ja, man könnte selbst noch weiter gehen und zeigen, dass auch die Bildung der Mesocardien (mit Ausnahme des Mesocardium laterale Kölliker's) bei den Amphibien und Säugethieren auf wesentlich demselben Vorgange beruht.

Fragen wir uns aber nach der Ursache des Auseinanderrückens der ursprünglich einfachen Herzanlage, so können wir wohl keinen Augenblick darüber im Zweifel sein, dass diese in der mächtigen Ausbildung des Nahrungsdotters gegeben sei; und wenn auch die Säugethiere auf dem Wege von den Monotremen aufwärts unter gleichzeitiger Ausbildung des Placentarkreislaufes des Nahrungsdotters verlustig geworden sind, so haben sich doch in ihrer Entwicklung zahlreiche Eigenthümlichkeiten erhalten, die auf dessen frühere Existenz zurückweisen. So sehr ich daher Balfour in der Auffassung der doppelten Herzbildung als eines sekundären Entwicklungsvorganges Recht geben muss, so kann ich ihm doch nicht beistimmen, wenn er meint, dass sie »durch eine Veränderung in der Zeit des Verschlusses der Schlundwand herbeigeführt worden« sei. Denn die Verspätung im ventralen Verschlusse der Schlundwand ist nur als die nothwendige Folge der flächenhaften Ausbreitung des Embryo und diese selbst als die Folge der Ansammlung eines mächtigen Nahrungsdotters aufzufassen.

Prag, 31. Januar 1886.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XV und XVI.

ao Erster Aortenbogen, *au* Auge, *dh* Darmhöhle (Vorderdarm), *do* Dotter, *dz* Dotterzellen, *end* Endothel (Endothelsäckchen), *ent* Entoderm; *g* Grenze zwischen den beiden Verbindungsplatten, *gf* Grenzfalte, *hy* Hyoidbogen, *hz* Herzwulst, *k'* erster eigentlicher Kiemenbogen, *k''* Anlage des zweiten eigentlichen Kiemenbogens, *m* Mund, *ma* äußere, *mi* innere Mundbucht, *md* Mandibularbogen, *mdh* Mandibularhöhle, *mes.a* Mesocardium anterius, *mes.p* Mesocardium posterius, *ph* Pericardialhöhle, *pp* Pericardium parietale (auch Somatopleura), *pv* Peric. viscerale, *pv'* Pericard, dem Darm anliegend (auch Splanchnopleura), *r* ventrale Darmrinne, *sp* Seitenplatte, *spp* parietales, *spv* viscerales Blatt derselben (Somato- und Splanchnopleura). Alle Figuren nach Präparaten von Salamandra maculosa.

Fig. 1—3. Einer Querschnittserie entnommen. Fig. 2. Acht Schnitte hinter Fig. 1. Fig. 3 neun Schnitte hinter Fig. 2.

Fig. 4—8. Einer Serie durch einen älteren Embryo entnommen. Fig. 4 durch die Mundbucht, Fig. 5 fünf Schnitte weiter rückwärts, Fig. 6 drei Schnitte hinter 5, Fig. 7 zwei Schnitte hinter 6, Fig. 8 drei Schnitte hinter 7.

Fig. 9—17. Einer Serie durch einen Embryo mit der ersten Andeutung des vierten Kiemenbogens (zweiten eigentlichen Kiemenbogens) entnommen. Die Schnitte reihen sich folgendermaßen an einander: Ich zähle Fig. 9 als ersten, dann ist Fig. 10 No. 5, Fig. 11 No. 9, Fig. 12 No. 14, Fig. 13 No. 16, Fig. 14 No. 21, Fig. 15 No. 24, Fig. 16 No. 25 und Fig. 17 No. 29.

Fig. 18. Einer Sagittalschnittserie durch einen Embryo aus demselben Mutterthiere, wie der vorige, entnommen. Der Schnitt liegt etwas zur Seite der Medianebene.

Fig. 19. Kopf eines Embryo desselben Stadiums schief von unten und rechts. Der Kopf ist etwas nach links geneigt.

Verlag v Wilh. Engelmann Leipzig

Lith. Anst. v Werner & Winter Frankfurt a/M.

Ein Beitrag zur Kenntnis der Muskulatur der Mundspalte der Affen.

Von

Prosektor Dr. Hugo Rex.

(*Aus dem deutschen anatomischen Institut in Prag.*)

Mit Tafel XVII.

»Über den Bau des fleischigen Walles, der die Mundspalte umrandet, sind beinahe eben so viele Ansichten zu verzeichnen, als Forscher, welche ihn zum Gegenstande ihrer Untersuchung gemacht haben.« Mit diesen Worten charakterisirte Aeby[1] in der Einleitung seiner Mittheilung über den Bau des M. orbicularis oris des Menschen treffend den damaligen Stand der Kenntnisse in einem der schwierigeren Kapitel der Myologie. Während Einige den Muskel als ein in sich geschlossenes System von Ringfasern betrachteten, entbehrte er nach Anderen dieser Selbständigkeit, indem dieselben vom Gesichtsskelette entspringende Fasern, so namentlich den Buccinatorius mit an seinem Aufbau betheiligt erscheinen ließen. Das Schicksal des in die Lippen eingelagerten Abschnittes des Muskels war bereits seit Langem in allgemeinen Umrissen bekannt. Man wusste um die Verbindung vieler Fasern mit der Haut. Namentlich Langer[2] hatte diesen Abschnitt einer eingehenden Untersuchung un-

[1] Die Muskulatur der menschlichen Mundspalte. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XVI.

[2] Über den Musculus orbicularis oris. Medicinische Jahrbücher. Zeitschr. der k. k. Gesellschaft der Ärzte in Wien 1861.

terworfen; nach ihm gehen alle Fasern nach vorhergegangener Kreuzung und Durchflechtung in die Haut ein. Durchgehende die Lippen einfach passirende Fasern stellt er in Abrede, während doch die meisten Autoren neben den in die Haut einsetzenden Fasern auch mächtige transversale, die Lippen nur als Passage benutzende Fasersysteme beschrieben. — Eine dankenswerthe Bereicherung der Kenntnis unseres Muskels gab Henke[1], indem es ihm gelang die Mitbetheiligung der beiden Triangulares an der Bildung des Orbicularis durch die Präparation festzustellen.

Die weitgehendsten Aufschlüsse brachte Aeby in seiner Eingangs erwähnten Arbeit. Vermittels der Methode der mikroskopischen Untersuchung von Schnittserien unterzog er die Muskulatur der menschlichen Mundspalte eingehender genauer Prüfung. Er entkleidete den Muskel vollständig seiner Selbständigkeit, indem er seine Abkunft vom Buccinatorius und den beiden Triangulares bestätigte und legte ferner den Verlauf der Fasermassen im Bereiche der Lippen des Genaueren dar. — Nur ein einziges Fasersystem ist dem Orbicularis ureigen; es ist dies der Binnenmuskel der Lippen, der Rectus labii (Compressor labii Klein[2]).

Wiederholt weist Aeby in seiner Arbeit auf den Aufschluss hin, welchen eine vergleichend-anatomische Untersuchung der Muskulatur der Mundspalte zu geben vermöchte. Eine diesbezügliche kleinere Arbeit von Perregaux[3] liegt bereits vor und ich folgte gern der Aufforderung meines kürzlich verstorbenen hochverehrten Vorstandes Professor Aeby, diese Untersuchung in Angriff zu nehmen. — Ursprünglich hatte ich die Absicht, die Untersuchung auf eine größere Reihe von Thierklassen auszudehnen; durch äußere Umstände bestimmt, beschränkte ich dieselbe jedoch auf den engen Kreis der Simier. — Nachstehende Zeilen, welche die Ergebnisse einer eingehenden Untersuchung in gedrängter Form enthalten, sind bestimmt, einen nur kleinen, bescheidenen Beitrag zum Kapitel der komparativen Myologie zu bilden.

Das verfügbare Material bestand aus zwei Anthropomorphen,

---

[1] Die oberen und unteren Muskeln der Lippen. Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. I. Jahrgang. Leipzig 1875.

[2] Zur Kenntnis des Baues der Mundlippen des neugeborenen Kindes. LVIII. Bd. d. Sitzungsber. der k. k. Akad. d. Wissensch. I. Abth. Dec.-Heft. Jahrgang 1868.

[3] Einiges über die Lippenmuskulatur der Säugethiere. Inaug.-Dissert. Bern 1884.

jungen Exemplaren von Schimpanse und Orang, so wie je einem Exemplar von Cercopithecus sabaeus und Inuus cynomolgus. Hierzu gesellte sich noch ein Prosimier, Stenops gracilis[1]. Im Ganzen waren die Thiere namentlich die Anthropomorphen gut konservirt. — Die angewandte Methode der Untersuchung bestand in dem von Aeby empfohlenen Studium von Schnittserien. Als Färbemittel gebrauchte ich Pikrokarmin, welches ich bis zur tiefgesättigten Färbung einwirken ließ; es leistete vortreffliche Dienste.

In erster Linie will ich nunmehr den Orbicularis allein, seine Entstehung am Mundwinkel, so wie das Schicksal seiner Fasern im Bereiche der Lippen in Besprechung ziehen; in zweiter Linie soll über das Verhalten der in der Gegend der Mundspalte ihre Endigung findenden Fasersysteme der Quadrati, des Zygomaticus und Platysma berichtet werden.

I. Das System des Orbicularis oris.

Die beste Übersicht über die Anordnung seines Fasergefüges giebt eine Reihe von Sagittalschnitten durch die seitliche Hälfte der Lippe, unweit vom Mundwinkel. Daselbst tritt der Muskel, nachdem er am Mundwinkel seine Entstehung genommen als kompaktes Bündel in die Lippen ein; alle seine Fasern sind noch durchgehende, ihre Auflösung und Verbindung mit Haut und Schleimhaut erfolgt erst im Mittelstücke der Lippen und erhalten wir dem entsprechend auf die angegebene Weise ein reines Querschnittsbild der gesammten Fasermenge. — Bei allen untersuchten Thieren repräsentirt sich der Muskel in schmalem, hohen Querschnitt, gegen die Cutis hin von Zügen des Quadratus bestrichen. Die einzelnen Bündel sind eng an einander gefügt; gegen den angewachsenen Theil der Lippe hin erscheint das Gefüge etwas lockerer und es verschmälert sich der Querschnitt daselbst allmählich, schließlich spitz endigend. Anders das Verhalten in der Gegend des freien Lippenrandes. Die bis hart an diesen heranreichenden Bündel überragen an Mächtigkeit ihre Genossen und sind zu einem starken Bündel vereinigt, welches gleich wie beim Menschen die Unterlage der Übergangszone von der Haut zur Schleimhaut bildet. — Nicht bei allen

[1] Das Material Perregaux', auf dessen Untersuchung er seine Angaben bezüglich der Primaten vornehmlich stützt bestand aus Exemplaren von Cercopithecus sabaeus und Cynocephalus babuin.

untersuchten Thieren ist dies Verhalten gleich markant, doch stets leicht nachweisbar[1]. Sehr schön ist diese Eigenthümlichkeit beim Schimpanse ausgebildet; dieselbe fällt selbst bei oberflächlicher Betrachtung auf und verdient wohl eine nähere Beschreibung. Der freie Rand der Lippe (s. Fig. 1) erscheint im Querschnitte breit, schräg abgestutzt; seine Grundlage bildet ein ovales, fast die ganze Dicke der Lippe einnehmendes Bündel, welches annähernd den doppelten Durchmesser der übrigen Bündel besitzt. — Aeby bezeichnet dies dem Orbicularis des Menschen gleichfalls eigenthümliche Bündel als dessen Randleiste. Es ist ein unmittelbarer Abkömmling des Buccinatorius.

In sämmtlichen Schnitten tritt das System des Rectus labii besonders deutlich hervor. — Die Fasern dieses Binnenmuskels der Lippen verknüpfen, gleich wie beim Menschen, Haut und Schleimhaut. Bald sind es einzelne Fasern, bald Faserbündel, welche entweder leicht gewellt oder mehr gestreckten Verlaufes die geschlossene Phalanx der Orbicularisbündel durchbrechen; in der Nähe der Schleimhaut angelangt zerfallen die Bündel pinselförmig in die einzelnen Fasern. Nicht verwechselt werden dürfen die Rectuszüge mit jenen Fasern des Quadratus, welche gleichfalls zur Schleimhaut ziehen und sich des öftern mit den Bündeln des Rectus vergesellschaften. Nachdem wir einen Überblick über die gesammte Fasermenge des Muskels erhalten haben, wollen wir nunmehr diejenigen Muskelgruppen verfolgen, welchen er seine Entstehung verdankt und zu diesem Behufe die Gegend des Mundwinkels ins Auge fassen.

Wie Eingangs erwähnt, entstammt der Orbicularis des Menschen den drei am Mundwinkel zusammentreffenden Fasersystemen des Buccinatorius, Triangularis superior (Caninus Aut.) und Triangularis inferior (Triangularis Aut.). Bezüglich der näheren Details muss ich auf Aeby's Arbeit verweisen. Ich habe nun speciell beim Schimpanse das Verhalten der drei genannten Muskeln, bei den übrigen Thieren auch jenes des Buccinatorius des Genaueren untersucht: es walten, wie sogleich gezeigt werden soll, dieselben Verhältnisse wie beim Menschen ob. Behufs der Untersuchung wurden Radiärschnitte durch die Gegend des Mundwinkels in der Art angelegt, dass die oberen parallel der Faserrichtung des Zygomaticus, die mittleren horizontal durch den Mundwinkel, die unteren parallel der Faserrichtung des Platysma verliefen. — Das Verhalten der beiden

[1] Perregaux hat dasselbe (l. c. pag. 7) sehr zutreffend beschrieben.

Triangulares beim Schimpanse ist folgendes. In den Schnitten, welche parallel der Faserrichtung des Zygomaticus verlaufen, treffen wir zunächst jenen Abschnitt des Orbicularis im Querschnitte, welcher in die Oberlippe zieht; derselbe wird von den zur Haut und Schleimhaut ziehenden Zweigbündeln des Zygomaticus umfasst. Nach außen von den letzten Ausläufern des Orbicularisquerschnittes, von diesen durch einige Fettträubchen geschieden, liegt der annähernd ovale Schrägschnitt mehrerer mächtiger Muskelbündel, lateralwärts unmittelbar an den Fettklumpen der Backe angrenzend. Die Bündel sind gegen die Nachbarschaft wohl abgegrenzt und ihrer Lage nach leicht als dem Triangularis superior angehörig zu erkennen. In tieferen Schnitten (s. Fig. 2) nähert sich nun allmählich der Schrägschnitt des Triangularis dem zur Schleimhaut ziehenden Zweigbündel des Zygomaticus, durchsetzt dasselbe, und lagert sich allmählich dem äußeren Rande des Orbicularisquerschnittes an, um sich schließlich innig in dessen Gefüge einzusenken.

Verfolgen wir nun den Triangularis inferior und durchmustern zu diesem Zwecke die parallel zur Faserung des Platysma geführten unteren Radiärschnitte. In einem solchen Schnitte (s. Fig. 4) begegnen wir dem zur Unterlippe ziehenden Abschnitte des Orbicularis im Querschnitte, von der Schleimhaut durch das mächtige dieser zustrebende Zweigbündel des Platysma geschieden, von der Cutis nur stellenweise durch zarte, schwache, subcutane Bündel desselben Muskels abgegrenzt. Zwischen Haut und Schleimhautbündel des Platysma ist eine Reihe von Quer- und Schrägschnitten einzelner Faserbündel gelagert, welche entlang des Platysmalängsschnittes ziemlich weit nach außen hin verfolgt werden kann. Es sind die Fasern des Triangularis inferior. Gleich wie für den gleichnamigen oberen Muskel konnte ich, wenn auch nicht so deutlich, den Anschluss dieser Fasern an den Orbicularis und die Mitbetheiligung an dessen Aufbaue verfolgen. — In den horizontal durch den Mundwinkel geführten Schnitten begegnen wir dem Muskel wieder, allerdings in stark verkürzter Ausdehnung und finden schließlich seine Fasern mit denen des Orbicularis eng verknüpft.

In diesen Schnittreihen erkennen wir auch am besten die innige Beziehung des Buccinatorius zum Orbicularis. Es walten bezüglich dieses Muskels bei allen untersuchten Thieren dieselben Verhältnisse vor, welche Aeby beim Menschen beschrieb, und auch die Entstehung der Randleiste aus Buccinatoriusfasern lässt sich leicht nachweisen. Nur die Form, in welcher sich der Übergang der letz-

teren in den Orbicularis vollzieht, weist bei den einzelnen Thieren einige Verschiedenheiten auf. — Schimpanse (s. Fig. 3) und Orang zeigen diesbezüglich ein, dem für den Menschen beschriebenen fast völlig gleiches Verhalten.

Beim Makak und Cercopithecus sabaeus zerfällt das Stammbündel des Muskels, bevor es den Mundwinkel erreicht, in pinselförmig divergirende Fasern, welche dem freien Rande des Mundwinkels zustreben und daselbst den Übergang in den Orbicularis vollziehen. Zwischen den einzelnen Fasern tauchen zahlreiche Schräg- und Querschnitte von Buccinatoriusbündeln auf, welche die Umordnung ins Gefüge des Orbicularis bereits erfahren haben. — Stenops zeigt gleichfalls ein eigenthümliches Verhalten. Nur einige Zweigbündel des Muskels erreichen den Mundwinkel, daselbst die bekannte Umordnung erfahrend. Andere lösen sich bereits früher vom Stammbündel ab, um sich nach zierlicher Durchkreuzung mit Zygomaticusfasern in die ganze Breite des Orbicularisquerschnittes einzusenken und bleibt also bei diesem Prosimier der Übergang des Buccinatorius nicht allein auf die Gegend des Mundwinkels beschränkt, wie dies bei den übrigen untersuchten Thieren die Regel ist.

Nunmehr will ich den Verlauf der in die Lippen eingelagerten Fasermassen des Orbicularis des Näheren beschreiben; die besten Aufschlüsse gewähren durch das Mittelstück der Lippe geführte Horizontalschnitte. Bezüglich des Faserverlaufes und Gefüges dieses Abschnittes des Muskels herrschen bei den untersuchten Primaten im Allgemeinen dieselben Verhältnisse vor, welche Aeby für den gleichen Abschnitt des Orbicularis des Menschen beschrieb. — (Über das völlig abweichende Verhalten des untersuchten Prosimiers werde ich später berichten.) Zunächst dem freien Lippenrande lagern einfach durchgehende Faserbündel, welche weder mit der Haut, noch mit der Schleimhaut in Verbindung treten. Dieselben gehören der Randleiste des Orbicularis an. — Beim Schimpanse und Orang besitzen sie einen wellenförmigen Verlauf; beim Makak erscheinen die Bündel durch die tief in die Dicke der Lippe hineinragenden Haarbälge, so wie die stark entwickelten Schleimdrüsen in ihrem Verlaufe stellenweise scheinbar unterbrochen, auch nehmen einige Bündel ihren Verlauf zwischen der Mucosa und den Schleimdrüsen. In Schnitten, welche sich allmählich vom freien Lippenrande entfernen, spalten sich nun zuerst die der Haut benachbarten, oberflächlichen Bündel von ihren Genossen ab und streben gestreckten Verlaufes der Haut zu, um in dieser ihre Endigung zu finden;

gleichzeitig aber lösen sich Fasern auch von der der Mucosa zugewandten Fläche des Orbicularis ab, um sich in dieselbe einzusenken. Dem Orbicularis des Menschen mangeln nach Aeby's Untersuchungen diese zur Schleimhaut ziehenden Fasern[1]. — Bald sind es bloß einzelne Fasern, bald aber auch stattliche Bündel, welche diesen Weg einschlagen und sind dieselben bei den untersuchten Anthropomorphen deutlich entwickelt. In deren Unterlippe überschreiten sie, spitzwinklig vom Orbicularis abgelöst, die Mittellinie, um in der Schleimhaut der anderen Lippenhälfte zu endigen und kreuzen sich mit ihren Genossen der anderen Seite in der Mittellinie. Speciell beim Orang ist diese Kreuzung gut entwickelt. Im Allgemeinen sind diese zur Schleimhaut ziehenden Fasern keineswegs immer deutlich nachweisbar. In Schnitten, welche sich immer weiter vom freien Lippenrande entfernen, nimmt die Zahl der zur Haut ziehenden Fasern bedeutend zu, die Mächtigkeit der einfach durchgehenden Bündel wird geringer und schließlich gehen alle Fasern in die Haut über, und zwar größtentheils in jenen Abschnitt derselben, welcher beiderseits von den beiden Quadrati umsäumt wird. — Die einer Lippenhälfte entstammenden Faserbündel finden nur zum kleinen Theile ihre Endigung in der Haut ihrer Seite, die bei Weitem größere Menge überschreitet die Mittellinie und verknüpft sich mit der Haut der anderen Lippenhälfte; auf diesem Wege kreuzen sich die Fasern mit ihren Genossen der anderen Seite in der Mittellinie. — Perregaux nennt diese Kreuzung die Hauptkreuzung. Jene Fasern, welche der Haut ihrer Lippenhälfte getreu geblieben sind, kreuzen sich stellenweise mit den die Mittellinie überschreitenden Fasern der anderen Seite, Nebenkreuzungen bildend (Perregaux). Das Bild der Kreuzung ist bei den untersuchten Affen ungleich klar entwickelt und gleich wie beim Menschen im Bereiche der Unterlippe klarer und schärfer. Auffallend schön ist die Hauptkreuzung in der Unterlippe des Makak (s. Fig. 6) entwickelt. In der Unterlippe des Schimpanse (s. Fig. 5) unterliegt das gesammte, mächtige Packet des Orbicularis im Bereiche der Mittellinie nicht nur einer Durchkreuzung, sondern auch einer Art Durchflechtung. — In der Unterlippe des Orang konnte ich allenthalben zur Cutis ziehende Bündel nachweisen, allein in den tieferen Schichten bot sich im Bereiche dieser Bündel ein schwer entwirrbares Fasergemenge dar, dessen Deutung mir nicht

[1] Perregaux (l. c. pag. 13) stellt die Möglichkeit des Vorkommens solcher Fasern bei den Primaten überhaupt in Abrede.

gelang. Nebenkreuzungen sah ich allerwärts. — In der Oberlippe der untersuchten Thiere fand ich die Bilder der Kreuzung nur stellenweise deutlich, sonst unklar, wie verwischt, nur in allgemeinen Umrissen erkennbar.

Welches ist das Schicksal der äußersten Orbicularisfasern? In der Oberlippe der beiden Anthropomorphen strahlen die stark reducirten Fasern schließlich pinselförmig gegen die Mittellinie aus, und nur wenige Fasern überschreiten dieselbe, um in der Haut der anderen Lippenhälfte ihr Ende zu finden. Es bleiben die meisten Fasern ihrer Seite treu, indem sie in der Haut derselben endigen.

In der Unterlippe des Makak zeigte sich die bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit, dass die äußersten Fasern mit dem Orbicularis fremden Fasern gleichsam interferiren, welche letztere nach allmählicher Abnahme und gänzlichem Schwinden des Orbicularis schließlich allein das Feld behaupten. Es sind von der vorderen Fläche des Unterkiefers zur Haut des Kinnes ziehende Fasern, welche eine überaus klare und deutliche Kreuzung in der Mittellinie eingehen. Ein ähnliches, wenn auch nicht so deutliches Bild sah ich auch beim Cercopithecus und Schimpanse. Welchem Fasersystem diese Bündel angehören, vermochte ich nicht zu entscheiden.

Einen von dem bisher beschriebenen völlig abweichenden Faserverlauf bot der Orbicularis beim Stenops dar. Wir finden den Muskel in der Oberlippe in zwei Hälften geschieden; die in kompakten Bündeln gesonderten Fasern der einen Seitenhälfte der Lippe strahlen pinselförmig gegen die Mittellinie aus, ohne sie zu überschreiten und finden in der Haut ihrer Seite ihre Endigung. Merkwürdigerweise kreuzen sich nun die zur Haut ziehenden Fasern mit solchen, welche von der Mittellinie kommen und gewinnt es stellenweise den Anschein, als zögen Fasern von der Haut des Mittelstückes der Lippe zu der der Seitenhälfte. Allein ich glaube diese Annahme zurückweisen zu können, da in vom freien Lippenrande entfernteren Schnitten Faserbündel in Erscheinung treten, welche zu beiden Seiten der Mittellinie von der vorderen Fläche des Oberkiefers entspringend in die Seitenhälften der Lippen einstrahlen, um nach Kreuzung mit den Orbicularisfasern zur Haut zu ziehen. Die beschriebenen Kreuzungen verdanken wohl diesen Fasern ihre Entstehung (s. Fig. 8). Ich begnüge mich mit der einfachen Darstellung des Gesehenen; richtigen Aufschluss kann wohl nur eine größere Reihe von Untersuchungen gewähren. Ähnliche dem Orbicularis fremde Faserzüge konnte ich auch beim Schimpanse und

Orang in der oben beschriebenen Zone der äußersten Orbicularisfasern verfolgen; dieselben verliefen jedoch mehr in sagittaler Richtung. In der Unterlippe finden sich beim Stenops Verhältnisse, welche an die bei den Primaten geschilderten anschließen, nur mangelt jede Hauptkreuzung der zur Haut ziehenden Fasern: dieselben gehen im ganzen Bereiche der Lippe zierliche Kreuzungen in größerer Zahl ein, ohne dass die Mitte bevorzugt wäre.

Schließlich sei nochmals des Rectus labii gedacht. Gleich wie beim Menschen durchsetzen seine Fasern das *ganze Bereich* des Orbicularis und sind namentlich bei den Anthropomorphen schön und kräftig entwickelt. Es sind mächtige, stark geschlängelte Bündel, welche Haut und Schleimhaut verknüpfend den Orbicularis durchsetzen. Die zur Haut ziehenden Abschnitte der einzelnen Bündel zerfallen, wie bereits erwähnt, pinselförmig in ihre Fasern, welche sich am Grunde der tief ins Gefüge der Lippe hineinragenden Haarbälge und deren Drüsen kreuzen, um sodann divergirend zur Haut zu streben. So werden die Haarbälge und ihre Drüsen von Rectusfasern förmlich umsponnen. Auch die Schleimdrüsen werden von Rectusfasern allenthalben umsäumt.

II. Die Fasersysteme des Zygomaticus, Platysma und der beiden Quadrati.

Die beste Übersicht über den Faserverlauf dieser Muskel geben parallel ihrer Faserrichtung geführte Schnitte. Der Zygomaticus versieht, gleich wie beim Menschen, Haut und Schleimhaut mit seinen Fasern. Ein dem des Menschen ungemein ähnliches Verhalten weist der Muskel beim Schimpanse auf (s. Fig. 2). Das Stammbündel des Muskels spaltet sich am äußeren Rande des Orbicularis in zwei Astbündel; eines derselben und zwar das mächtigere zieht, den Orbicularis gegen die Haut abgrenzend, nach einwärts zum freien Rande des Mundwinkels. Ein Theil seiner Fasern geht in dessen Haut ein, der andere aber durchsetzt den Orbicularis, um in der Schleimhaut zu endigen. Diese Fasern können leicht mit jenen des Rectus verwechselt werden, welche ihnen stellenweise eng angelagert, desselben Weges ziehen. Das schwächere Astbündel des Zygomaticus löst sich spitzwinklig vom Stammbündel ab, und zieht zwischen den Schleimdrüsen hindurch zur Schleimhaut, um in dieser zu endigen. In Horizontalschnitten durch den Mundwinkel gewinnt es stellenweise den täuschenden Anschein, als würde dies Astbündel

mit in die Bildung des Orbicularis einbezogen. Beim Makak und Stenops zerfällt das Stammbündel in mehrere pinselförmig divergirende zarte Faserzüge, welche theils zur Cutis, theils den Orbicularis durchsetzend zur Schleimhaut ziehen. Wie bereits erwähnt kreuzen sich beim Stenops die letzteren mit den Bündeln des Buccinatorius.

Beim Orang und Cercopithecus vermisste ich ein zur Schleimhaut ziehendes Astbündel vollständig. Das Stammbündel zieht zur Haut des Mundwinkels, in dieser findet es seine Insertion. Einzelne Faserbündel zweigen sich, den Orbicularis durchbrechend, zur Schleimhaut ab[1]. Gleich dem Zygomaticus versieht das Platysma ebenfalls Haut und Schleimhaut mit seinen Fasern; sehr deutlich ist dies Verhalten beim Orang entwickelt. Das Stammbündel entsendet zwei Zweigbündel, von welchen das eine, meist stärkere zur Schleimhaut zieht, um in dieser zu enden, das andere schwächere unter der Haut, stellenweise oberflächliche Lagen des Orbicularis durchsetzend nach einwärts zum Mundwinkel zieht. Die Mächtigkeit beider Bündel ist verschieden, bald ist das eine, bald das andere das stärkere. Beim Schimpanse (s. Fig. 4) sind nur spärliche der Haut zustrebende Fasern vorhanden; das zur Mucosa ziehende Bündel repräsentirt die eigentliche Fortsetzung des Stammbündels. Makak ähnelt in seinem Verhalten dem Orang; von seinem Schleimhautbündel zweigen einige Fasern, den Orbicularis durchsetzend, zur Haut ab. Dasselbe gilt vom Cercopithecus.

Bezüglich der beiden Quadrati kann ich mich kurz fassen. Bei den Anthropomorphen gleicht ihr Verlauf und die Vertheilung der Fasern vollkommen dem von Aeby für den Menschen entworfenen Bilde. Beim Makak und Cercopithecus löst sich stellenweise ein stärkeres Bündel ab, welches den Orbicularis durchsetzend zur Schleimhaut zieht, und kann auch dieselbe Mächtigkeit erlangen, welche das zur Haut ziehende Bündel besitzt, so dass es gleichsam zu einer Zweitheilung der Stammbündel kommt.

---

[1] Perregaux (l. c. pag. 12) sagt über den Zygomaticus der Primaten: »Während beim Menschen Haut und Schleimhaut von ihm mit Fasern ziemlich gleichmäßig bedacht werden, kümmert er sich beim Affen fast ausschließlich um letztere; zur ersteren gelangen nur spärliche Fasern.« Nach dem Mitgetheilten muss ich seinen Ausspruch als unrichtig bezeichnen.

Fasse ich die Ergebnisse meiner Untersuchung kurz zusammen, so zeigt sich, dass Gefüge und Faserverlauf der Muskulatur der Mundspalte bei den untersuchten *Primaten* in den Grundzügen eine große Ähnlichkeit mit den entsprechenden Verhältnissen beim Menschen besitzen. Nur haben dieselben beim Menschen eine schärfere Differenzirung erfahren: der Faserverlauf ist klarer und leichter zu übersehen, die einzelnen Fasersysteme sind schärfer von einander geschieden und Manches, was bei den Primaten eben nur angedeutet ist, hat beim Menschen seine völlige Ausbildung erlangt; so unter Anderem die Faserkreuzungen im Bereiche der Lippen. Der untersuchte *Prosimier* bietet in dem Gefüge des Orbicularis im Bereiche der Oberlippe in so fern eine bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit dar, als der zweigetheilte Muskel gänzlich von dem den Primaten eigenen Typus abweicht; die Bedeutung dieser Erscheinung vermag wohl nur eine weiter-ausgreifende Untersuchung zu erklären.

Prag, 2. Februar 1886.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVII.

Fig. 1—5 vom Schimpanse.

Fig. 1. Sagittalschnitt der Unterlippe seitlich von der Medianebene. Dreimal vergr.

Fig. 2. Radiärschnitt durch die Gegend des Mundwinkels parallel der Zygomaticusfaserung. Viermal vergr.

Fig. 3. Horizontalschnitt durch den Mundwinkel. Fünfmal vergr.

Fig. 4. Radiärschnitt durch die Gegend des Mundwinkels parallel der Platysmafaserung. Fünfmal vergr.

Fig. 5. Horizontalschnitt durch die Unterlippe in einiger Entfernung vom freien Lippenrande. Dreimal vergr.

Fig. 6—7 vom Makak.

Fig. 6. Horizontalschnitt der Unterlippe in geringerer, (Viermal vergr.)

Fig. 7. in größerer Entfernung vom freien Lippenrande. Fünfmal vergr.

Fig. 8. Vom Stenops. Horizontalschnitt der Oberlippe in größerer Entfernung vom freien Lippenrande. Neunmal vergr.

c Cutis, *m* Mucosa, *gl* Schleimdrüsen, *Orb* Orbicularis oris, *Tr.s* (*i*) Triangularis superior (inf.), *Rdl* Randleiste des Orbicularis, *B* Buccinatorius, *Z* Zygomaticus, *Pl* Platysma myoides, *Qu* Quadratus, *R* Rectus labii.

Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig

Paläontologische Notizen.

Von

M. Schlosser
in München.

Über das Verhältnis der Cope'schen Creodonta zu den übrigen Fleischfressern.

Im älteren Tertiär Europas und Nordamerikas findet sich eine Anzahl ausgestorbener Fleischfresser, deren Stellung im System lange zweifelhaft geblieben und deren genauere Begrenzung selbst bis jetzt noch nicht in befriedigender Weise fixirt ist. Hinsichtlich der Bezahnung nähern sich diese Formen am ehesten den lebenden australischen Raubbeutlern — Dasyurus, Sarcophilus und Thylacinus, und war man daher lange geneigt diese jetzt als »Creodonta« bezeichneten Fleischfresser wirklich den Marsupialiern anzureihen, trotzdem ein für diese letzteren höchst charakteristisches Merkmal fehlte, nämlich die Einwärtsbiegung des Unterkiefereckfortsatzes. Seitdem indess Filhol nachgewiesen hatte, dass bei Hyaenodon alle vor den echten Molaren stehenden Zähne und nicht bloß der hinterste derselben — wie bei sämmtlichen Beutelthieren — einem Wechsel unterworfen seien, musste der letzte Zweifel über die wahre Natur dieser Gattung schwinden und mithin auch des mit derselben so nahe verwandten Pterodon, des am frühesten bekannten »Creodonten«. Später beobachtete Cope auch den Zahnwechsel bei Triisodon, — dem Cynohyaenodon nahestehend — und kürzlich konnte ich denselben auch bei Thercutherium thylacoides Filh. konstatiren.

Nachdem nun die Zugehörigkeit dieser Creodonta zu den Marsupialiern ausgeschlossen ist, wäre es ziemlich nahe liegend, dieselben zu den echten Carnivoren zu stellen und haben sich in der

That auch einige Forscher hierfür entschieden. Ich kann mich indess mit dieser Ansicht nicht recht befreunden und stimme vielmehr mit Cope überein, der diese Formen eben unter dem Namen »Creodonta« in eine eigne Unterordnung zusammenfasst; nur darin glaube ich ihm nicht folgen zu dürfen, dass er in dieselbe auch einen Theil der Insectivoren, und zwar selbst recenter, einschließt und die so gebildete Gruppe sodann mit den Lemuriden und den ganz fremdartigen, am ehesten zu den Edentaten hinneigenden Tillodontiern, Taeniodontiern und Esthonyx in Beziehung bringt und gleich diesen als eine Abtheilung der Ordnung der »Bunotheria« ansieht, einer Ordnung, deren Zweckmäßigkeit oder gar Nothwendigkeit mir nicht recht einleuchten will. Berechtigung hätte diese Ordnung nur dann, wenn sie auch die Affen und die echten Carnivoren in sich schlösse, so dass sie gewissermaßen das Gegenstück bilden würde zur Ordnung der Ungulata.

Was die Organisation der Creodonta betrifft, so haben sie mit den Carnivoren gemein den Bau des Schädels, — nach Filhol weicht der Schädel von Pterodon vollständig von dem des Thylacinus ab und schließt sich sehr eng an den von Amphicyon an — die starke Entwicklung der Eckzähne und Prämolaren, den ziemlich spät erfolgenden Wechsel aller vor den echten Molaren befindlichen Zähne und die Form des Unterkiefers. Sie unterscheiden sich durch den Besitz großer Riechlappen, die Kleinheit und relative Glätte des Großhirn, das zugleich das Kleinhirn ganz unbedeckt lässt, ferner durch die geringe Zahl der unteren Incisiven — zwei, manchmal sogar völlig fehlend —, den tuberculären Bau aller Oberkiefermolaren und die gleichmäßige Ausbildung aller Unterkiefermolaren — bei den Carnivoren ist stets nur ein Reißzahn vorhanden, während die hinteren Molaren eine oft sehr weitgehende Reduktion erlitten haben, die Creodonta weisen dagegen immer mindestens zwei reißzahnartig entwickelte Molaren auf —, sie sind außerdem sämmtlich Plantigraden; Scaphoideum und Lunatum bleiben stets getrennt — außer bei Hyaenodon, einem ohnehin schon sehr fortgeschrittenen Typus — das Cuboideum greift zwischen Astragalus und Calcaneus herein, statt wie bei den Carnivoren nur mit Naviculare und Cuboideum zu artikuliren; die proximale Astragalusfacette ist flach; der Vorderrand des Ileums ist als starke Leiste entwickelt, während dieser Knochen bei den Carnivoren als Platte erscheint. Endlich sind auch die Krallen oft noch sehr stumpf.

Mit den Insectivoren verglichen, zeigen die Creodonten in folgenden Punkten Übereinstimmung: Das Gehirn ist bei beiden sehr ähnlich, in jedem Kiefer befinden sich mehrere gleichgebaute Molaren, der Eckfortsatz des Unterkiefers biegt sich nicht nach einwärts, Scaphoid und Lunatum bleiben getrennt, das Ileum entwickelt an seinem Vorderrande eine kräftige Kante; manche Creodonten und Insectivoren haben einen dritten Femur-Trochanter. Zwischen beiden Gruppen bestehen indess auch sehr bedeutende Unterschiede. Bei den Insectivoren findet der Zahnwechsel schon zur Zeit der Geburt oder sehr bald danach statt, — nur die ohnehin sehr isolirt stehenden Erinaceiden machen hiervon eine Ausnahme —, die Creodonten verlieren ihr Milchgebiss etwa in dem gleichen Altersstadium wie die Carnivoren; Incisiven, Caninen oder Prämolaren der Insectivoren haben fast immer ihrer Zahl nach bedeutende Reduktion oder doch sonst sehr wesentliche Modifikationen erfahren — ich erinnere an die Incisiven von Sorex; die zweiwurzeligen Caninen von Talpa und Gymnura, die auffallend verlängerten Incisiven des sonst wenig veränderten Cladobates —, die Molaren sind manchmal nahezu oder völlig prismatisch geworden — Solenodon, — Chrysochloris —. Dagegen scheinen die Zähne der Creodonta ihrer Struktur und Zahl nach wenig veränderungsfähig zu sein; es nimmt höchstens die Zahl der Incisiven oder Prämolaren ab. Die oberen Incisiven, die bei den Insectivoren in Form und Zahl so sehr variiren können, sind stets klein und stehen dicht zu je dreien beisammen — mit Ausnahme etwa von Deltatherium —. Die Caninen sind in allen Fällen einwurzelig und sehr kräftig entwickelt. Das Skelet der wenigen hierin noch primitiver gebauten Insectivoren, wie Erinaceus, Cladobates, Centetes, dürfte freilich wenig von dem der Creodonten abweichen, um so mehr aber das der großen Mehrzahl, indem bei derselben die proximale Astragalus-Facette vertieft erscheint und Tibia und Fibula, bisweilen — Macroselides — sogar auch Ulna und Radius verschmolzen sind.

An die Raubbeutler erinnert in erster Linie die Beschaffenheit der einzelnen Zähne, namentlich der Molaren — so Pterodon und Oxyaena an Thylacinus und Sarcophilus, Deltatherium und Didelphodus an Dasyurus und Didelphis — ferner die Glätte und Einfachheit des Großhirns, welches das Kleinhirn fast ganz unbedeckt lässt, die Kürze der Metapodien, die Gestalt der einzelnen Knochen — so hat das Skelet von Mesonyx in seinen einzelnen Theilen sehr große Ähnlichkeit mit dem des Thylacinus —. Der

Astragalus endet mit flacher proximaler Facette, am distalen Ende des Humerus ist noch keine Rolle entwickelt und endlich ist der Vorderrand des Ileums stark verdickt. Dagegen nähert sich nach Filhol die Beschaffenheit des Schädels — wenigstens bei Pterodon — viel mehr den Bären als den Marsupialiern. Ein wesentlicher Unterschied besteht ferner darin, dass die Creodonta alle vor den echten Molaren befindlichen Zähne wechseln, während bei den Raubbeutlern wie bei allen Marsupialiern überhaupt einzig und allein der den Molaren zunächst stehende Prämolar einen Vorläufer hat. Die Zahl der Incisiven beträgt bei den Raubbeutlern $\frac{5}{4}$, mindestens aber $\frac{4}{3}$, bei den Creodonta höchstens $\frac{3}{3}$; meist aber fehlen im Unterkiefer ein oder zwei Incisiven.

Die Marsupialier sind charakterisirt durch die Einwärtsbiegung des Unterkiefereckfortsatzes, die bei den Creodonta nicht zu beobachten ist — eine Andeutung findet sich anscheinend bei Mesonyx —. Die fünfte Zehe der Hinterextremität hat bei den Raubbeutlern schon eine beträchtliche Verkürzung erfahren, es sind dieselben hierin also bereits modernisirt im Vergleich zu den Creodonten.

Die Lemuriden, welche nach Cope so große Ähnlichkeit mit den Creodonten haben, dass er sie mit den letzteren und den Insectivoren zusammen in seine Ordnung der Bunotheria bringt, lassen im Zahnbau bereits ganz wesentliche Verschiedenheit erkennen. Alle Erhabenheiten der Krone der Molaren liegen so ziemlich im gleichen Niveau, indem sich die ursprünglichen Zacken bedeutend verkürzt haben. Zu den drei Tuberkeln der Oberkiefermolaren ist oft noch ein vierter gekommen; außerdem weisen die Prämolaren manchmal schon eine ganz bedeutende Komplikation auf, ja die hintersten haben zuweilen fast ganz die Zusammensetzung von Molaren angenommen. Endlich besitzen die Lemuriden keine Krallen sondern Nägel. — Von den übrigen Verschiedenheiten kann ich völlig absehen, da die Lemuriden schon sehr bald eine weitgehende Differenzirung erfahren haben. — Die Formen des nordamerikanischen Eocäns stehen freilich im Zahnbau den Fleischfressern und somit auch den Creodonta noch näher als die lebenden. Es kann dies auch keineswegs überraschen, sondern ist eigentlich von vorn herein zu erwarten, dass diese zeitlich zwischen den jüngeren modernen Lemuriden und den ursprünglichen tritubercularen beziehungsweise tubercular-sectorialen Stammeltern in der Mitte ste-

henden Formen auch den morphologischen Übergang vermitteln würden. Dass auch die Lemuriden einst von Fleischfressern sich abgezweigt haben und somit in einem gewissen Verwandtschaftsverhältnisse zu den Creodonten stehen, will ich keineswegs leugnen; das jedoch kann ich unmöglich zugeben, dass diese Verwandtschaft eine eben so innige sein sollte, wie zwischen Creodonta und Insectivoren oder Carnivoren.

Ich glaube durch die eben behandelten Vergleiche den Nachweis geliefert zu haben, dass die Creodonta wirklich für eine selbständige Ordnung der Fleischfresser gehalten werden dürfen, eben so gut wie die Insectivoren oder Carnivoren.

Was die verschiedenen Formen unter den Creodonten anlangt, so unterscheidet Cope — American Naturalist 1884 — folgende Familien: Die Mesonychidae, Hyaenodontidae, Chrysochloridae, Centetidae, Lepticidae, Mythomyidae, Talpidae, Oxyaenidae und Miacidae. In seinem später erschienenen großen Werke — Tertiary Vertebrata — wird diese Eintheilung gar nicht erwähnt. Der Verfasser nennt daselbst nur folgende Familien und Gattungen:

Arctocyonidae mit Arctocyon, Achaenodon, Hyodectes, Heteroborus, Mioclaenus;

Miacidae mit Miacis und Didymictis;

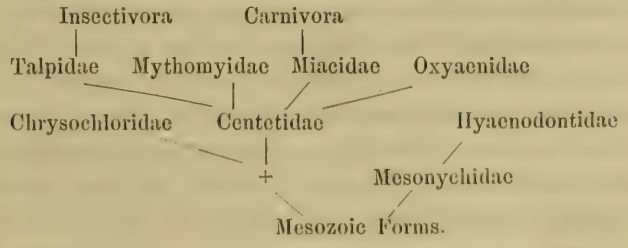
Lepticidae mit Ictops, Mesodectes, Leptictis, Peratherium, Diacodon, Deltatherium, Triisodon, Didelphodus, Quercytherium, Stypolophus, Proviverra;

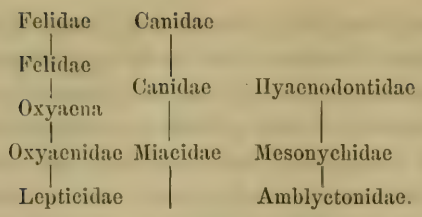
Oxyaenidae mit Pterodon, Oxyaena, Protopsalis;

Amblyctonidae mit Amblyctonus, Palaeonyctis;

Mesonychidae mit Mesonyx, Dissacus, Sarcothraustes, Patriofelis.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Creodonta unter sich und gegenüber den Insectivoren und Carnivoren werden durch beiliegende Schemata veranschaulicht:





Ich habe zu den obigen Systemen Folgendes zu bemerken:

Da ich die Insectivoren und Creodonten für zwei verschiedene, wohlcharakterisirte Ordnungen halte und durch die im Vorhergehenden angestellten Vergleiche auch den Nachweis hierfür geliefert zu haben glaube, so muss ich vor Allem die Talpiden, Chrysochloriden, Centetiden und Mythomyiden von den Creodonten völlig abtrennen.

Die Lepticiden dürften eine bedeutende Einschränkung erfahren; vor Allem müssen die Gattungen Leptictis, Ictops, Mesodectes und Peratherium ausgeschieden werden.

Leptictis hat zwar eine gewisse, nicht abzuleugnende Ähnlichkeit mit Deltatherium und Didelphodus, doch dürfte derselbe gleichwohl besser zu den Insectivoren gestellt werden, da die Incisiven nicht bloß eine Reduktion ihrer Zahl sondern anscheinend auch eine eigenthümliche Differenzirung aufzuweisen haben.

Bei Ictops lautet die Zahnformel $\frac{3}{2}$ I $\frac{1}{1}$ C $\frac{4}{4}$ Pr $\frac{3}{3}$ M. Die vorderen Pr sind sehr einfach, dagegen lassen die hinteren eine ziemlich bedeutende Komplikation erkennen. Die Incisiven stehen viel weiter aus einander als dies bei den Creodonten der Fall ist.

Von Mesodectes kennt man nur sehr dürftige Reste, die indessen, was die Bezahnung anlangt, viel mehr mit den Insectivoren gemein haben, als mit den Creodonten.

Über die echte Marsupialiernatur von Peratherium, kann absolut kein Zweifel bestehen; alle mir bekannten Arten aus den Phosphoriten und dem Miocän von Mainz und Ulm — H. v. Meyer's Oxygomphius — zeigen aufs deutlichste die für die Beutelthiere so charakteristische Einwärtsbiegung des Unterkiefereckfortsatzes; bei den amerikanischen Arten soll dies nach den Angaben Cope's nicht zu beobachten sein; es sind dies dann eben keine Peratherium.

Von Diacodon sind Caninen, Incisiven und Prämolaren anscheinend gar nicht bekannt, wesshalb auch seine systematische Stellung unentschieden bleiben muss: die Form der Molaren zwingt indess

keineswegs dieses Thier den Creodonten anzureihen; es könnten solche M recht wohl auch bei Insectivoren vorkommen.

Da die typische Gattung Leptictis von den Creodonten getrennt werden muss, so muss auch der Familienname Leptictidae durch einen anderen ersetzt werden. Ich schlage vor, diese Familie der Creodonta in die der »Proviverridae« umzutaufen.

Die Miaciden gehören auf keinen Fall zu den Creodonten, denn sie haben, wie die echten Carnivoren, im Unterkiefer nur noch einen einzigen Reißzahn-artigen Molaren. Die letzten drei Zähne des Oberkiefers, also Pr_1, M_1 und M_2, sehen denen von Cynodictis zum Verwechseln ähnlich. Das Gebiss ist also hier schon viel mehr reducirt als bei den Creodonten, doch lassen die unteren Molaren noch recht deutlich erkennen, wie die Form der Höckerzähne durch Rückbildung des Tuberculartectorialtypus entsteht. Die Zahl der Incisiven ist nicht bekannt, beträgt jedoch vermuthlich $\frac{3}{3}$. Ich trage keinen Augenblick Bedenken, diese nur durch die zwei Gattungen Miacis und Didymictis vertretene Familie ohne Weiteres mit den echten Carnivoren zu vereinigen.

Die Creodonta würden also nach Abzug der eben kritisirten Formen noch folgende Familien und Gattungen umfassen:

Arctocyonidae mit Arctocyon, Hyodectes, Heteroborus, Mioclaenus?

Proviverridae mit Deltatherium, Triisodon, Didelphodus, Quercytherium, Stypolophus, Proviverra und Cynohyaenodon.

Oxyaenidae mit Pterodon, Oxygaena und Protopsalis.

Amblyctonidae mit Amblyctonus und Palaeonyctis.

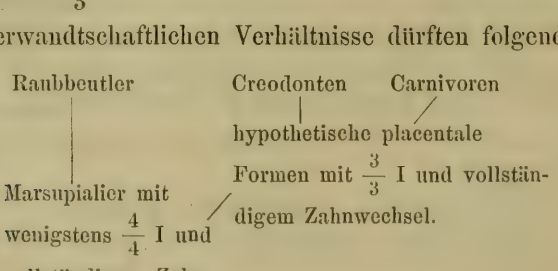
Mesonychidae mit Mesonyx, Dissacus, Sarcothraustes, Patriofelis und Thereutherium.

Gaudry hält die ihm bekannten Creodonten für Nachkommen von Marsupialiern, Cope ist jedoch der Meinung, dass wenn die Creodonta von den Marsupialiern abgeleitet würden, dies auch mit den Insectivoren geschehen müsste; seine »Bunotheria« seien jedoch eben so alt wie die Marsupialier, ja es dürften sogar diese letzteren auf die Bunotheria zurückzuführen sein.

Die Creodonta seien die Ahnen der Carnivora mit Ausnahme etwa der Pinnipedia, die Hyaenodontidae die Abkömmlinge von Creodonta ohne Innentuberkel auf den oberen Molaren.

Was die Hyaenodontidae betrifft, so glaube ich mich der Anschauung Cope's unbedenklich anschließen zu dürfen; im Übrigen möchte ich eher der Annahme Gaudry's beipflichten; wenigstens kann die große Ähnlichkeit, die zwischen den einzelnen Zähnen der Creodonta und Raubbeutler besteht, wohl kaum anders als durch eine wirkliche Verwandtschaft erklärt werden. Ich möchte daher beide wenigstens auf die gleiche marsupiale Stammform zurückführen. Dieselbe müsste freilich ein vollständiges Milchgebiss besessen haben, so dass alle I, C und Pr gewechselt werden konnten. Von der Kenntnis dieser Stammform sind wir allerdings noch ziemlich entfernt. Wären die bis jetzt bekannten Creodonta die Ahnen der Carnivoren, wie Cope glaubt, so müssten diesen Nachkommen wieder Zähne — Incisiven — gewachsen sein, die bei den Voreltern schon verloren gegangen waren. Eine solche Reproduktion einmal verlorener Organe findet aber bei den Säugethieren nicht statt. Wollen wir daher mit Cope die Carnivoren von Creodonten ableiten, so ist dies nur statthaft mit Hilfe von hypothetischen Formen mit mindestens $\frac{3}{3}$ I.

Die verwandtschaftlichen Verhältnisse dürften folgende sein:



Die Palaeomeryxarten.

Bezüglich der verschiedenen Arten von Palaeomeryx herrscht eine ziemliche Unklarheit. Da das Münchener Museum nicht bloß reichliches Material aus dem süddeutschen Tertiär, nebst einer verhältnismäßig großen Sammlung aus St.-Gérand-le-Puy besitzt, son-

[1] $I' + C' + Pr' = ID + CD + PrD + I + C + D$ so fern eben die Baume'sche Annahme richtig ist, dass das Milchgebiss die Summe jener Zähne darstellt, die wegen Raummangels aus dem definitiven verdrängt wurden, so dass also die Addirung der Zähne beider Gebisse die ursprüngliche Zahnzahl ergiebt.

dern auch das Manuskript H. v. Meyer's mit dessen trefflichen Handzeichnungen aufbewahrt, so bin ich wenigstens einigermaßen in den Stand gesetzt, eine kleine Sichtung dieser Formen vorzunehmen.

Von untermiocänen Lokalitäten kennt H. v. Meyer: Palaeomeryx Scheuchzeri, minor, pygmaeus, medius und minimus.

Der P. minimus — von der Größe der Caenotherien — kommt sowohl bei Weisenau als auch bei Eggingen vor, scheint aber in Frankreich zu fehlen.

Unter dem Namen Palaeomeryx medius sind zwei verschiedene Arten zusammengefasst, die kleinere dürfte mit Amphitragulus gracilis, die größere mit A. Pomeli identisch sein.

Mit dem P. pygmaeus scheint keine der französischen Arten zu stimmen.

Der Amphitragulus Boulangeri findet sich auch bei Ulm.

Mit dem Namen P. minor werden verschiedene Formen bezeichnet. Es decken sich dieselben so ziemlich mit Amphitragulus lemanensis, elegans und Dremotherium Feignouxi.

Der P. Scheuchzeri von Weisenau dürfte mit Amphitragulus elegans zu vereinigen sein.

Im Obermiocän kommen nach H. v. Meyer vor: Palaeomeryx eminens, Bojani, Kaupi, Scheuchzeri, minor, pygmaeus und medius.

Die drei ersteren halte ich für wohl charakterisirte Arten.

Unter P. Scheuchzeri ist theils Dicrocerus elegans — von Hohenhöven, Heggbach und Mösskirch partim, theils Palaeomeryx furcatus — Mösskirch partim — zu verstehen.

Der P. minor von Vincennes, Cerro di San Isidro, Greuth am Hohenrohnen, Eppelsheim, Günzburg, Reisensburg und Georgsgemünd — hier das Original zu P. Kaupi Taf. X Fig. 80 H. v. Meyer's, aber nur dieses allein — ist identisch mit Palaeomeryx furcatus, dessgleichen wohl auch der Amphitragulus elegans aus dem Calcaire de Bauce — P. Gervais, Zool. et Pal. gén. I. pag. 157.

P. medius, nur durch die Abbildung eines Kieferstückes aus der Braunkohle von Leiding repräsentirt, stimmt mit dem P. pygmaeus von Georgsgemünd und ist von den untermiocänen wesentlich verschieden.

Der P. pygmaeus umfasst drei Arten von verschiedener Größe. Die kleinste ist der eben erwähnte pygmaeus von Georgsgemünd,

ausgezeichnet durch seine auffallend hohe Krone. Die zweite findet sich bei Reisensburg und Landestrost — beide an der Donau — und könnte allenfalls mit dem pygmaeus aus dem Untermiocän von Eggingen identisch sein, wenigstens vermag ich keine nennenswerthen Unterschiede anzugeben. Da mir indess keine Arten bekannt sind, deren Vorkommen sowohl im Untermiocän als auch im Obermiocän wirklich sichergestellt wäre, so muss ich auch in diesem Falle an der vorläufigen Trennung festhalten. Der größte obermiocäne pygmaeus stammt gleichfalls von Reisensburg. Mit demselben sind möglicherweise Dicrocerus minimus Toula von Göriach und Orygotherium Escheri von Käpfnach zu vereinigen.

Von Micromeryx hat Roger — Augsburg. Naturhist. Verein 1885 — das Geweih beschrieben. Wie mir derselbe Herr mündlich mitgetheilt hat, befanden sich in der gleichen Suite — aus dem Zusamthale in Schwaben — auch Trümmer eines großen schaufelförmigen Geweihs, das wohl dem eben daselbst vorkommenden Palaeomeryx eminens angehören dürfte. Es hätte sonach wenigstens der größte Theil der obermiocänen Palaeomeryx Geweihe getragen.

Mit Micromeryx Flourensianus dürfte wohl das Caenotherium medium Brav. — P. Gervais, Zool. et Pal. gén. pag 157 — aus den Sanden von Orléans zu vereinigen sein.

Eben während meine Arbeit über die Hufthiere im Drucke begriffen ist, erhalte ich Lydekker's Catalogue of the Fossil Mammalia in the British Museum. Part II, in welchem gerade die Paarhufer behandelt werden. Bei dem hohen Werth, welcher allen Werken dieses Forschers zukommt, fühle ich mich verpflichtet, einige Punkte, in denen ich abweichender Meinung bin, zu besprechen, da mein Schweigen mit Recht dahin gedeutet werden könnte, als würde ich Lydekker's Ansichten acceptiren und meinen in der citirten Abhandlung präcisirten Standpunkt aufgeben.

Der genannte Forscher theilt die Paarhufer in folgende Familien ein: Bovidae, Giraffidae, Cervidae, Camelidae, Poëbrotheriidae, Tragulidae, Dichodontidae, Caenotheriidae, Anoplotheriidae, Oreodontidae, Merycopotamidae, Anthracotheriidae, Choeropotamidae, Suidae, Phacochoeridae, Listriodontidae und Hippopotamidae. Diese Zusam-

menstellung gilt Herrn Lydekker doch wohl nur als eine bloße Aneinanderreihung der wichtigsten Paarhufertypen, in so fern die nähere oder entferntere Verwandtschaft nur durch die Reihenfolge angedeutet erscheint. Ich glaube, dass das von mir eingehaltene System den natürlichen Verhältnissen eher Rechnung tragen dürfte.

Die Poëbrotheriiden sind die sicheren Vorläufer der Cameliden und können daher kaum als selbständige Familie aufgefasst werden, um so weniger, als die beiderseitigen Differenzen sehr gering sind wenigstens nicht größer, als dies sonst zwischen Stammeltern und Nachkommen der Fall ist.

Prodremotherium und Bachitherium sind echte Hirsche in Gebiss und Extremitäten; es fehlen namentlich den unteren Molaren die schrägen Leisten auf der Rückseite der vorderen Monde, die für die Traguliden so charakteristisch sind; auch sind die Seitenzehen schon ganz rudimentär geworden. An eine nähere Verwandtschaft mit den Traguliden ist daher nicht zu denken.

Unter den Dichodontiden werden auch Lophiomeryx und Gelocus aufgeführt — von Choeromeryx silistrensis sehe ich völlig ab, da mir von demselben zur Zeit keine Abbildung zu Gebote steht. Gelocus und Lophiomeryx sind aber adaptiv reducirte Formen und gehören zweifellos in die Hirschgruppe; dagegen müssen Xiphodon und Dichodon in nähere Beziehung gebracht werden. Warum die meisten Forscher und mit ihnen auch Lydekker die Gattung Xiphodon immer noch bei den Anoplotheriiden belassen, ist mir nicht recht verständlich; der ganze Habitus des Thieres weicht doch ganz erheblich von diesen ab. Die Zähne zeigen große Ähnlichkeit mit denen von Dichodon.

Was Lydekker als Xiphodon gelyense — pag. 186 Fig. 21 — abbildet, stellt allerdings ein Xiphodon dar und zwar stimmen mit dieser Zeichnung mehrere im Münchener Museum befindliche Unterkiefer aus Débruge sehr gut überein; die aus den Phosphoriten dagegen sind durchgehends größer und passen zu dem Gervais'schen Originale[1]. Ich glaube daher die Existenz zweier Arten von Xiphodon annehmen zu dürfen. Das wahre Xiphodon gelyense Gerv. hat indessen mit dem Lydekker'schen Originale außer den Dimensionen nichts gemein. Es rührte unbedingt von einem dem Gelocus noch ziemlich nahestehenden Cerviden her. Die als Xiphodontherium beschriebenen Formen unterscheiden sich von dem echten Xiphodon

[1] Xiphodon gracile in Pal. fr. pl. 34 fig. 1.

doch sicher so weit, dass ihre generische Trennung gerechtfertigt erscheint.

Acotherulum saturninum halte ich im Gegensatze zu Lydekker für einen Suiden.

Die als Diplopus beschriebenen Reste beziehe ich auf Dichodon.

Die Merycopotamiden sind nichts Anderes als höher entwickelte geologisch jüngere Anthracotheriiden.

Die Phacochoeriden und Listriodontidae sind höchstens als Seitenzweige der Suiden zu betrachten.

Den Cebochoerus halte ich für eine Stammform der Suiden. Von Choeropotamus dürfte derselbe sehr weit verschieden sein.

Endlich kommt auch der echte Micromeryx flourensianus wohl eben so wenig wie eine andere obermiocäne Art in Weisenau vor. Es werden die fraglichen Stücke wahrscheinlich dem Palaeomeryx minimus H. v. M. angehören.

Ergänzungen.

ad pag. 287. Schon P. Gervais hatte den Zahnwechsel bei Pterodon gesehen (Zool. et Pal. fr. pag. 236 pl. 26 Fig. 7).

ad pag. 288. Cynohyaenodon (Filh., Ann. sc. géol. I, VIII pag. 28) hat unten drei I, dessgleichen wohl alle Hyaenodon, doch ist bei diesen letzteren der I_2 schon aus der Reihe gedrängt. Die ältesten Creodonten besaßen übrigens wohl sämmtlich noch $\frac{3}{3}$ I, oder stammten wenigstens von Formen mit $\frac{3}{3}$ I.

Über die Kanäle im Humerus der Amnioten.

Von

Dr. G. Baur,

New Haven, Conn.

Anknüpfend an die Bemerkungen Dollo's[1] und Fürbringer's[2] über diesen Gegenstand möchte ich noch Folgendes mittheilen.

Derjenige, welcher die genauesten und ausführlichsten Mittheilungen schon vor Gruber (1856) machte, war der große Paläontologe, zugleich aber auch ausgezeichnete vergleichende Osteologe Hermann von Meyer. Da derselbe weder von Dollo noch von Fürbringer erwähnt wird, möchte ich hier einen Auszug seiner Bemerkungen über jene Kanäle geben. In seinem großen Werke über die Saurier des Muschelkalkes[3] finden sich pag. 52—53 folgende Angaben:

I. Canalis entepicondyloideus.

Scheinbar nicht vorhanden ist er bei den Vespertilionen, Pachydermen, Nagern, Wiederkäuern und Cetaceen; die Affen des alten Kontinents besitzen ihn nicht; dagegen die des neuen.

[1] L. Dollo, Première Note sur le Simoedosaurien d'Erquelines. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. J. III. 1884. pag. 171—182.

[2] M. Fürbringer, Über die Nervenkanäle im Humerus der Amnioten. Morph. Jahrb. Bd. 11. 1885. pag. 484—486.

[3] H. v. Meyer, Zur Fauna der Vorwelt. Die Saurier des Muschelkalkes mit Rücksicht auf die Saurier aus buntem Sandstein und Keuper. Frankfurt a. M. 1847—1855. pag. 52—53. Die Meyer'sche Arbeit ist Gruber unbekannt geblieben.

Bei den Raubthieren spielt er eine große Rolle. Von den Insektenfressern besitzen ihn: Talpa, Sorex, Erinaceus ecaudatus. (Centetes), nicht Erinaceus europaeus. Vorhanden ist er bei Glisorex ferugineus, Phoca vitulina. Die gewöhnlichen Bären haben ihn nicht, dagegen Ursus ornatus, U. arvernensis; ferner ist er zugegen bei Meles taxus, Procyon lotor, Arctictis, Cercoleptes, Nasua, Mydaus, Mellivora capensis, Gulo, Mustela putorius, M. foina, M. vulgaris, M. barbara, Lutra, Mangusta Ichneumon, M. galera und anderen, Paradoxurus typus, Viverra civetta, V. Genetta, Eupleres Goudoti, Bassaris astuta; bei allen Felisarten, Amphicyon, Taxotherium und anderen tertiären Raubthier-Genera; nicht aber bei Mephitis chinga, Cynogale Benetti, Hyaena und Canis. Für die Monotremen und Edentaten scheint er charakteristisch zu sein. Bradypus didactylus besitzt ihn, Bradypus tridactylus nicht; vorhanden ist er bei Dasypus novemcinctus, Orycteropus, Myrmecophaga jubata, Manis pentadactyla; nicht bei Megatherium und Mylodon.

II. Canalis ectepicondyloideus.

Mit wenigen Ausnahmen ist der Kanal für die Schildkröten bezeichnend. Vorhanden ist er bei Emys europaea, E. couro, Pentonyx Gehasic, Testudo marginata, Trionyx niloticus, Chelonia Mydas, und bei den fossilen Emydiden; nicht bei Testudo marginata.

Während er bei den Krokodilen zu fehlen scheint, ist er wahrscheinlich bei allen lebenden Lacerten-artigen Sauriern zugegen.

So besitzen ihn: Monitor niloticus, M. bivittatus, Stellio vulgaris, Istiurus amboinensis, Uromastix spinipes, U. acanthinurus, Psammosaurus griseus, Platydactylus guttatus, P. Hasselquisti, Lacerta ocellata, L. viridis. Ferner haben ihn die fossilen Homoeosaurier: Homoeosaurus und Sapheosaurus.

Den Pterodactylen, Mystriosauriern, Teleosauriern, Ichthyosaurus und Plesiosaurus scheint er zu fehlen, dagegen ist er bei Nothosaurus entwickelt.

III. Beide Kanäle zugleich

hat ebenfalls H. v. Meyer beschrieben. So sagt er bei der Beschreibung von Homoeosaurus Maximiliani[1] pag. 102: »Unter den Reptilien-Resten, die ich aus dem permischen Kupfersandsteine des Ural untersucht habe, finden sich Oberarmknochen, die an dem Außen- und dem Innenrand ein solches Loch aufzuweisen haben, was für die Bedeutung der Lage des Loches nicht unwichtig sein dürfte.« Die erste Bemerkung H. v. Meyer's hierüber findet sich in einer Mittheilung im Neuen Jahrbuch für Min. Jahrgang 1857. »Beiträge zur näheren Kenntnis fossiler Reptilien« pag. 542 heißt es: »Es fällt ferner auf, dass an diesem Knochen (Humerus eines Perm-Sauriers) außer dem Loche, welches dem Loch zum Durchgang der Ellbogenarterie entsprechen würde, sich auch noch an der anderen Seite ein ähnliches Loch befindet; das kleinere von beiden durchsetzt den Knochen schräger.«

Ich gehe nun zu einigen weiteren Bemerkungen über den Canalis entepicondyloideus über.

Nach Dollo, l. c. pag. 177, besitzen weder die Artyodactylen, Perissodactylen, Tylopoden, Sirenia, Cetaceen, noch die Hyracoidea und Proboscidea den Kanal. Sehen wir aber unter den erloschenen Gruppen der Ungulaten im weitesten Sinn nach, so finden wir den Kanal vielfach verbreitet. Das ausgezeichnete und überaus inhaltsreiche Werk Cope's: The Vertebrata of the Tertiary Formations of the West. Book I. Washington 1883 (erschienen im Januar 1885) giebt die Beispiele hierfür.

Cope theilt die Ungulaten folgendermaßen ein:

I. Taxeopoda.
   Hyracoidea.
   Condylarthra.
II. Proboscidea.
   Proboscidea.
III. Amblypoda.
   Pantodonta.
   Dinocerata.
IV. Diplarthra.
   Artiodactyla.
   Perissodactyla.

[1] H. v. Meyer, Zur Fauna der Vorwelt. Reptilien aus dem lithograph. Schiefer des Jura in Deutschland und Frankreich. Frankfurt a. M. 1860.

Die Hyracoidea scheinen den Kanal nicht zu besitzen, eben so wenig die Proboscidea, Dinocerata, Artiodactyla und Perissodactyla. Dagegen ist der Kanal wohl entwickelt bei den Condylarthra und Pantodonta.

Cope theilt die Condylarthra (l. c. pag. 385) in die Periptychidae, Phenacodontidae und Meniscotheridae. Bei allen diesen ist der Kanal entwickelt. So bei Periptychus rhabdodon (Plate XXIII *f* Fig. 11) bei Phenacodus primaevus (Plate LVII *e*) und Phenacodus nunienus (Plate LVII *g* Fig. 8) und bei Meniscotherium terraerubrae (Plate XXV *g* Fig. 12).

Unter den Pantodonta ist der Kanal vorhanden bei Pantolambda Bathmodon pag. 609 (Pl. XXIX *c* Fig. 3).

Cope (l. c. pag. 185—186) theilt seine Ordnung Bunotheria in die Unterordnungen:

1. Creodonta.
2. Mesodonta.
3. Insectivora.
4. Tillodonta.
5. Taeniodonta.

Wahrscheinlich war bei allen diesen der Kanal entwickelt, obwohl dies für die Taeniodonta noch nicht nachgewiesen ist. Unter den Creodonta besitzt den Kanal Mesonyx ossifragus (Plate XXVIII *c* Fig. 1). Unter den Mesodonta: Tomitherium rostratum (Pl. XXV Fig. 4).

Tillotherium besitzt nach Marsh[1] den Kanal.

Der Kanal scheint ursprünglich bei allen Säugethieren vorhanden, bei einigen aber, bei welchen die Extremitäten stark modificirt worden sind, ist er verloren gegangen.

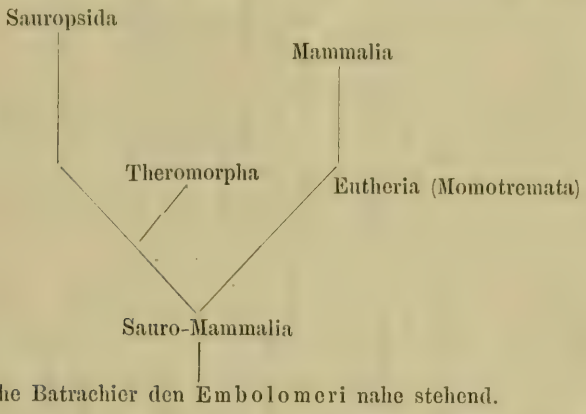
Jedenfalls haben die Ahnen der Säugethiere den Kanal besessen.

Bei den Pelycosauria Cope (die Pelycosauria bilden zusammen mit den Anomodontia die Ordnung der Theromorpha), den interessanten Reptilien des amerikanischen Perm, kommt der Kanal regelmäßig vor[2]. Den anderen Kanal hat Prof. Cope, wie der-

[1] Principal Characters of the Tillodontia. Am. Journ. Sc. Arts. vol. XI. 1876. pag. 251.

[2] E. D. Cope, The Relations between the Theromorphous Reptiles and the Monotreme Mammalia. Proc. Am. Assoc. Vol. XXXIII. Philadelphia Meeting 1884.

selbe mir persönlich mittheilte, bei den Pelycosauria und überhaupt bei keinem von ihm untersuchten Perm-Reptil vorgefunden. Cope betrachtet die Pelycosauria als die Ahnen der Säugethiere. Ich glaube jedoch, dass dieselben schon etwas zu stark specialisirt sind, um diesen Anforderungen entsprechen zu können. Dagegen spricht der einfache Hinterhauptscondylus, so wie das Coracoid; bei den Pelycosauriern ist es mit der Scapula verwachsen und klein; bei den ältesten Säugethieren aber (Monotremen) ist es frei und ziemlich stark entwickelt. Darüber aber kann kein Zweifel sein, dass die Pelycosauria den Stammeltern der Säugethiere sehr nahe stehen. Beide sind vielleicht aus derselben Gruppe hervorgegangen, einer Gruppe, welche zwischen den Batrachiern und Reptilien des Perm in der Mitte stehen würde, und welche ich Sauro-Mammalia nennen möchte. Folgendes Schema möge den Zusammenhang ausdrücken.



Folgende Tabelle, welche zum größeren Theil nach Cope (l. c. pag. 479) zusammengestellt ist, soll die Beziehungen zwischen den Batrachiern der Permformation, den Pelycosauria, den Rhynchocephalia und den Mammalia, so wie den hypothetischen Sauro-Mammalia wiedergeben.

	Batrachia des Perm.	Pelycosauria.	Rhynchocephalia.	Mammalia.	Sauro-Mammalia.
1. Basisphenoid-Achse.	Nicht verknöchert mit Parasphenoid.	Verknöchert, kein Parasphenoid.	Verknöchert, kein Parasphenoid.	Verknöchert, kein Parasphenoid.	Verknöchert, kein Parasphenoid.
2. Condyl. occip.	Zwei.	Ein.	Ein.	Zwei.	Zwei.
3. Quadratum.	Frei.	Frei.	Frei.	»Mit Squamosum verwachsen« ? ALBRECHT. Manchmal frei.	Frei.
4. Coracoid.	Klein, verwachsen.	Klein, verwachsen.	Groß, frei.	Klein, meist verwachsen.	Frei.
5. Becken.	Ohne Foramen obtur.	Ohne Foramen obturat.	Mit Foramen obturat.	Mit Foramen obturat.	Mit Foramen obturat.
6. Tarsus.	Tibiale, Intermedium, Fibulare, 3 Centralia (vielleicht 4?). Alle isolirt.	Tibiale, Intermedium, Fibulare, Centrale, frei.	Tibiale knorpelig mit Intermedium verwachsen, Fibulare, Centrale rudimentär.	Tibiale, Intermedium (Astragalus), Fibulare (Calc.), Centrale (Naviculare) frei.	Tibiale, Intermedium, Fibulare, Centrale, alle frei.
7[1]. Humerus.	Ohne entepicondyl. und ectepic. Foramen.	Entepic. Foramen.	Entepicond. + ectepic. Foramen. Alle übrigen Rept. ectep. Foramen.	Entepicondyl. Foramen.	Wahrscheinlich entepicond. + ectepic. Foramen.
8[1]. Intercentra (Hypapophysen).	Zwischen allen Wirbeln.	Zwischen allen Wirbeln.	Zwischen allen Wirbeln.	Zwischen »Proatlas« und Atlas, in den Dorso-lumbosacral-Wirbeln mancher Insectivoren; in den Caudalwirbeln	Zwischen allen Wirbeln.
9[1]. Unterkiefer.	Einfach.	Einfach?	Zusammengesetzt.	Einfach.	Einfach.
10. Carpus.	Wahrscheinlich 2 Centralia.	Unbekannt, aber wahrscheinlich ein Centrale.	Zwei Centralia.	Ein Centrale.	Zwei Centralia.

[1] Diese Nummern habe ich beigefügt.

Zum Schlusse möchte ich noch einige Bemerkungen über die Bildung des Canalis entepicond. der Säugethiere anschließen. Sutton[1] und Dollo[2] geben an, dass derselbe sich (Löwe zwischen Epiphyse und Apophyse entwickele, dass er also zwischen Epiphyse und Apophyse zu liegen komme. Dies scheint nicht durchgehend der Fall zu sein. Bei einem 90 mm langen Exemplar von Tatusia novemcinctus finde ich den Kanal wohl entwickelt; er wird aber nur von der Apophyse gebildet. Die knorpelige Epiphyse nimmt keinen Antheil. Überhaupt finde ich den Kanal bei jungen Thieren, wo die Epiphysen noch ablösbar sind, immer in der Apophyse gelegen. So bei: Dasypus spec., Aplodontia leporina, Didelphys virginiana und einem sehr jungen Tiger. Vielleicht ist es mir möglich, in nächster Zeit die genaue Entwicklung des Kanals zu untersuchen.

Yale College Museum, New Haven, Conn., 31. Jan. 1886.

---

[1] J. B. Sutton, On the Nature of Ligaments (Part II). Journ. Anat. Phys. Oct. 1884. pag. 39 pl. III fig. 6.

[2] L. Dollo, l. c. pag. 175.

Über die Malleoli der Unterschenkelknochen.

Mittheilung

Von

C. Gegenbaur.

Es ist eine noch sehr wenig gewürdigte Thatsache, dass die beiden Malleoli des Menschen im Fötalzustande ein anderes Verhalten als beim Erwachsenen darbieten. Diese Verschiedenheit ist um so wichtiger, als sie auf die Verschiedenheit des Bewegungsmechanismus im Talo-crural-Gelenke hinweisen, resp. mit diesem Mechanismus im Zusammenhange stehen. Der Malleolus tibialis ist ursprünglich viel bedeutender als jener der Fibula, den er überragt. Im fünften Monate ist das noch sehr deutlich zu erkennen. Die bezügliche Talusfläche ist diesem Verhalten angepasst. Im siebenten Monate sind beide Malleoli von gleicher Höhe, von da an beginnt dann der fibulare Malleolus das Übergewicht zu gewinnen, indem er bedeutender distal sich entfaltet. Auch damit steht wieder die bezügliche Veränderung des Talus im Zusammenhang.

Das primäre Verhalten ist aber ein atavistischer Befund, denn es entspricht jenem, welches bei Affen und auch bei Halbaffen zu beobachten ist. Bei diesen ist der fibulare Malleolus entweder kleiner als der tibiale oder er ist höchstens von gleicher Größe mit ihm. Einen solchen Umfang wie die malleolare Artikulationsfläche beim Menschen erreicht, habe ich weder an natürlichen Skeletten, noch an den bezüglichen Abbildungen von solchen erkennen können. Die Artikulationsfläche ist auch nie so sehr der vertikalen nahe, wie sie es beim erwachsenen Menschen ist.

Diese Einrichtung darf also als eine erst vom Menschen erworbene gelten, die aus dem niederen, im Fötalzustande wiederkehrenden Befunde sich hervorgebildet hat. Sie knüpft sich an die Erwerbung der aufrechten Stellung des Körpers, bei welcher die breitere Strecke der Artikulationsfläche des Talus zwischen beide Malleoli eingestellt und die feste Verbindung des Unterschenkels mit dem Fuße durch Verlängerung eines Malleolus begünstigt wird.

Die accessorischen Branchialorgane von Citharinus.

Von

Dr. M. Sagemehl[1],
weiland Assistent am anatomischen Institute zu Amsterdam.

Mit Tafel XVIII.

Bei Gelegenheit einer Untersuchung des Kopfskelets des zur Familie der Characiniden gehörigen im Nil und in den Flüssen West-Afrikas vorkommenden Fisches: Citharinus Geoffroyi Cav. (= Serrasalmo Citharus Geoff.) stieß ich auf ein merkwürdiges Kiemenorgan, das bis jetzt der Aufmerksamkeit der Anatomen entgangen ist. Die vorgenommene Untersuchung ergab bald, dass es sich um mehr als ein bloßes anatomisches Kuriosum handelte. Es ließen sich Beziehungen desselben zu Organen nachweisen, die bei den anderen Teleostiern längst geschwunden waren und die sich erst bei den am tiefsten stehenden Selachiern und bei den Dipnoern wieder vorfanden. Da dieses Organ ein — wenn auch nur schwaches — Licht auf die verwandtschaftlichen Verhältnisse der Knochenfische zu niederer stehenden Formen zu werfen geeignet ist, so schien es mir von Werth zu sein, dasselbe genauer zu untersuchen und die gewonnenen Resultate in der nachfolgenden kleinen Arbeit zusammenzufassen. Da ich außerdem durch die außerordentliche Güte des Herrn Geheim-

[1] Diese Arbeit des leider so frühzeitig der Wissenschaft entrissenen Verfassers war ursprünglich zu einem anderen Zweck bestimmt. Sie entbehrte nur noch der näheren Nachweise der angeführten Litteratur, der Bezeichnung der Figuren und des Hinweises auf dieselben, endlich auch der Tafelerklärung. In diesen Beziehungen habe ich die Arbeit zu vervollständigen gesucht.

Der Herausgeber.

rath Gegenbaur in der günstigen Lage war, eine beträchtliche Anzahl von anderen, mit accessorischen Kiemenorganen versehenen Fischen untersuchen zu können und zwar, ohne wesentlich neue Beobachtungen zu machen, doch die Gelegenheit hatte, diese wenig bekannten Organe genauer kennen zu lernen, so hielt ich mich für berechtigt auf einige allgemeine Fragen in Betreff dieser bis in die neueste Zeit so häufig verkannten Organe einzugehen und dieselben von — wie ich glaube — neuen Gesichtspunkten zu betrachten[1].

Wegen Mangels an Zeit und hauptsächlich wegen Mangels an brauchbarem Material ist es mir selbst, vor der Hand, nicht möglich die angestrengten Fragen weiter zu verfolgen; so übergebe ich denn meine Beobachtungen, so unvollkommen sie leider auch sind, der Öffentlichkeit in der Hoffnung, dass Andere in der Lage sein werden dieselben weiter zu fördern und zu vervollständigen.

Nachdem das Operculum, und das Suboperculum von Citharinus abgelöst ist, übersieht man die Lagerungsverhältnisse der Kiemenbogen und der denselben ansitzenden Kiemen. Dieser Fisch besitzt, wie die meisten Teleostier, vier doppelblätterige Kiemen. Da dieselben in dem Gelenk zwischen dem zweiten (Ceratobranchiale) und dem dritten Gliede (Epibranchiale) unter einem spitzen nach vorn offenen Winkel geknickt sind, so lässt sich an jeder Kieme ein oberes und ein unteres Stück unterscheiden, die nach hinten zu konvergiren. Die einzelnen Kiemenblättchen sind von mäßiger Länge, etwa wie bei den Cyprinoiden und die beiden Reihen eines jeden Bogens sind mit ihren einander zugewandten Seiten bis zur Hälfte ihrer Länge mit einander verwachsen. Am ersten Bogen ist die vordere Kiemenblattreihe etwas kürzer, als die hintere; an den beiden nächsten Bogen sind beide Reihen ziemlich gleich lang, und am vierten Bogen ist die hintere nur halb so lang wie die vordere, von welcher sie somit bei der Betrachtung von außen vollkommen verdeckt erscheint.

An der inneren, gegen den Pharynx gekehrten Seite sind die Kiemenbogen mit Reihen von weichen, kurzen Papillen versehen, welche dem sogenannten Reusenapparat vieler Fische entsprechen.

---

[1] Das mir zu Gebote stehende Material bestand aus vier jungen gut konservirten Exemplaren von Citharinus von 12—15 cm Länge, welche aus dem Senegal stammten und welche von der Firma G. Schneider in Basel bezogen waren. Außerdem erhielt ich ein größeres Exemplar von 25 cm aus dem Congo von Herrn Albert Günther, dem ich hiermit für seine Freundlichkeit meinen innigsten Dank sage.

An der Basis dieser Papillen sitzen zahlreiche, konische mikroskopisch kleine Dentinzähnchen. Die drei ersten Bogen tragen je zwei Reihen von Papillen, während der vierte nur eine Reihe besitzt.

Die vier ersten Kiemenspalten[1] sind weit und lassen, da die Bogen geknickt sind, ebenfalls obere, zwischen je zwei Epibranchialia, und untere, zwischen je zwei Ceratobranchialia, gelegene Theile unterscheiden. Die letzte zwischen dem vierten Bogen und dem Os pharyngeum inferius gelegene Spalte ist sehr kurz und nahezu horizontal gelagert; ihr hinteres Ende beginnt am Gelenk zwischen dem vierten Epi- und Ceratobranchiale, und sie erstrekt sich dann längs des zuletzt erwähnten Knochens (Fig. 1). Diese Spalte entspricht somit einem Theil des ventralen Abschnittes der übrigen Kiemenspalten; ihr dorsaler Abschnitt scheint auf den ersten Blick vollständig zu fehlen und wir finden das dorsale Stück der vierten Kieme an der Schleimhaut der Kiemenhöhle fest angewachsen.

Der vierte Kiemenbogen besitzt an seiner Knickungsstelle — also entsprechend dem hinteren resp. oberen Ende der letzteren Spalte — eine nach hinten gerichtete, knopfförmige Anschwellung (Fig. 1 *a*), welche dem Ceratobranchiale angehört und mit kleinen Dentinzähnchen dicht besetzt erscheint. Dieser Knopf ist bei geschlossener Kiemenhöhle und bei adducirten Kiemenbogen in die Schleimhaut am hinteren dorsalen Ende der letzten Spalte tief eingedrückt und wenn man den vierten Bogen abducirt, so sieht man, dass diese knopfförmige Anschwellung den Eingang zu einem Kanal verschließt, wie ein Stöpsel eine Flasche (Fig. 1).

Der erwähnte Kanal lässt sich mit einer Borste leicht sondiren und bei dieser Gelegenheit überzeugt man sich, dass er, vom dorsalen Ende der letzten Kiemenspalte beginnend, parallel dem Epibranchiale des vierten Bogens nach vorn und oben in einer Erstreckung von circa 8 mm[2] verläuft und blind endigt. Nachdem er vorsichtig aufgeschnitten ist, übersieht man seine Verhältnisse in vollem Umfange. Man sieht, dass er von einer in Längsfalten liegenden Schleimhaut bekleidet wird und nahe seiner Ausmündungsstelle einen breiten aber kurzen, nach hinten und unten gerichteten Divertikel abgiebt. In diesen Kanal hinein erstrecken sich zwei Reihen — eine

[1] Als erste Kiemenspalte bezeichne ich, in Übereinstimmung mit den meisten Autoren, die Spalte zwischen Hyoidbogen und ersten Kiemen. Nur Hyrtl hat — meines Wissens — eine andere Zählweise und bezeichnet die Spalte zwischen erstem und zweitem Kiemenbogen als erste Kiemenspalte.

[2] Alle angegebenen Maße sind einem Exemplar von 15 cm entnommen.

vordere und eine hintere — von Dentinzähnen, welche allmählich immer kleiner werdend sich fast bis zum blinden Ende verfolgen lassen. Die vordere Reihe dieser Zähne ist als direkte Fortsetzung der Zähne zu betrachten, welche die knopfartige Anschwellung des vierten Bogens bedecken. Die hintere Reihe beginnt am oberen Ende der dicht unter der Schleimhaut der Rachenhöhle liegenden Ossa pharyngea inferiora.

Die größeren, nahe der Ausmündung des Kanals sitzenden Zähne haben eine Länge von 0,75 mm und besitzen eine recht charakteristische Gestalt. Mit einer verbreiteten Basis stecken sie locker in der Schleimhaut, sind in ihrem mittleren Theile stark verschmälert und verbreitern sich gegen das freie Ende hin blattartig, um mit mehreren Spitzen zu endigen.

Ganz ähnliche Verhältnisse sind von gewissen Clupeiden und Verwandten schon längst bekannt. Bei Chanos (Lutodeira), Chatoessus, vielen Arten von Clupea und auch bei Alepocephalus erhebt sich ebenfalls vom oberen, hinteren Ende der letzten Kiemenspalte ein nach oben und vorn gerichteter, blinder Kanal, in welchen sich die Pharyngealzähne des vierten sowohl, als auch des fünften Bogens fortsetzen. Was die morphologische Bedeutung dieses Kanals betrifft, so giebt die Lage desselben und der Besatz mit zwei Reihen von Pharyngealzähnen eine unzweideutige Antwort. Es kann nichts Anderes sein als der dorsale, zu einem blinden Sack umgewandelte, Abschnitt der letzten Kiemenspalte.

Die bis jetzt beschriebenen Theile der accessorischen Kiemenorgane von Citharinus bieten somit nichts Abweichendes von den auch bei anderen Physostomen in ziemlich weiter Verbreitung vorkommenden Bildungen; anders verhält es sich mit den Theilen, die nun beschrieben werden sollen; dieselben stehen, so viel bis jetzt bekannt, in der Reihe der Fische ganz vereinzelt da.

Bei einer aufmerksamen Betrachtung der Schleimhaut des eben beschriebenen blinden Kanals bemerkt man eine vordere und eine hintere Reihe von engen, porenartigen Öffnungen, welche medial von den Zahnreihen gelegen sind. Auch in der Tiefe des erwähnten nach unten gerichteten Divertikels des Kanals sieht man einige Öffnungen. Die Umgebung jeder Öffnung ist etwas aufgewulstet und mit radienartig nach derselben konvergirenden Fältchen umgeben. Nachdem die Schleimhaut der Kiemenhöhle abgelöst und die unter ihr liegenden Organe rein präparirt sind, überzeugt man sich, was es für eine Bewandtnis mit den erwähnten Öffnungen hat. Der accessorische

Kiemensack ist nämlich sowohl an seiner hinteren, als auch an seiner vorderen Wand mit Läppchen (Fig. 2 *b*) besetzt, die auf den ersten Blick die größte Ähnlichkeit mit Drüsenläppchen zeigen, und die erwähnten Öffnungen sind eben nichts Anderes als die Ausführungsgänge derselben. Jedes Läppchen hat die Gestalt einer flachgedrückten Bohne, deren konvexer Rand einige Einkerbungen zeigt und deren Hilus der Ausführungsöffnung entspricht. Die Länge der größeren Läppchen beträgt circa 4—5 mm; ihre Breite 2—3 mm und ihre Dicke 0,5 mm. Die vordere Reihe besteht aus acht Läppchen, die hintere aus annähernd 15—16, und außerdem trägt der hintere Divertikel noch 4 bis 5 Läppchen. Sie decken sich dachziegelförmig und werden durch lockeres Bindegewebe zusammengehalten, so dass das Ganze eine, im Verhältnis zur Größe des Fisches mächtig entwickelte drüsenförmige Masse bildet, die circa $1^1/_2$ cm lang und 6 mm breit ist. Was die topographischen Lagerungsverhältnisse dieses Organs betrifft, so ist Folgendes ins Auge zu fassen. An dem Organ ist, wie an den Kiemen, denen es in der Lage auffallend ähnlich erscheint (vgl. Fig. 2), ein oberer nach vorn und oben und ein unterer, dem Recessus entsprechender, nach vorn und unten gerichteter Theil zu unterscheiden, von denen der erstere die größere Ausbildung zeigt. An der Stelle, wo diese beiden Theile unter stumpfem Winkel zusammenstoßen, grenzt das Organ hinten an die Clavicula, welche die hintere Wand der Kiemenhöhle bilden hilft. Der obere Theil des Organs biegt alsdann nach vorn um und kommt unter die Basis des Schädels zu liegen.

Nach hinten grenzt dieser obere Theil des Organs an die bei Citharinus sehr weit nach vorn reichende Schwimmblase. Der untere Theil liegt in einem besonderen, durch die unteren Schlundknochen oben und lateral begrenzten Raume, welcher noch besprochen werden soll. Medial grenzt die Masse des Organs an den kurzen, muskulösen Ösophagus und lateral an die Kiemenhöhle, von welcher es nur durch eine dünne Schleimhaut und etwas Fettgewebe getrennt wird.

Es ist hier der Ort einen Blick auf das Visceralskelet und die Beziehungen des Kiemenorgans zu demselben zu werfen. Das erstere ist — wie ich bemerken will — schon früher einmal von Hyrtl[1]

[1] Jos. Hyrtl, Über besondere Eigenthümlichkeiten der Kiemen, des Skelettes und über das epigonale Kiemenorgan von Lutodeira Chanos. Denkschriften der k. Akad. d. Wiss. in Wien. Mathemat.-naturwiss. Klasse. Bd. XXI. 1863.

beschrieben worden. Da Hyrtl jedoch nur ein trockenes Skelet zur Untersuchung hatte, so sind ihm einige scheinbar geringfügige, jedoch für die Beurtheilung des morphologischen Werthes der einzelnen Theile wichtige Verhältnisse entgangen, so dass eine erneute Beschreibung nicht überflüssig sein dürfte[1].

In der ventralen Mittellinie sind am Visceralskelet fünf hinter einander liegende, unpaare Copularstücke zu unterscheiden (Fig. 3 *cp*). Die vorderste Copula (Os entoglossum) ist annähernd T-förmig gestaltet, größtentheils knorpelig und artikulirt beiderseits direkt mit den Hyoidbogen (*h*). Zunächst nach hinten folgt die schmale Copula des ersten Bogens, welche jederseits fest mit den Basibranchialia (*bbr*) desselben verbunden ist. Ganz ähnlich sind die Copularstücke und die Basibranchialia der beiden nächstfolgenden Bogen gestaltet. Die hinterste Copula (cp^4) ist viel länger als die vorhergehende; sie ist jederseits mit dem Ceratobranchiale (*cbr*) verbunden und trägt hinten die beiden unteren Schlundknochen (*ph*). Ein fünftes, zwischen den Schlundknochen gelegenes Copularstück, von welchem Andeutungen bei den Erythriniden nachgewiesen waren[2] fehlt bei Citharinus. Über die Cerato- und Epibranchialia der ersten drei Bogen ist wenig zu bemerken, da dieselben nichts Abweichendes von dem gewöhnlichen Befunde bei Knochenfischen bieten. Wie immer, sind sie längs ihrer ganzen Konvexität mit einer tiefen Rinne versehen, die jederseits von einer zugeschärften Knochenleiste begrenzt wird. In dieser Rinne liegen die Gefäße und Nerven der Kiemen, und von ihr nehmen die Kiemenblättchen ihren Ursprung. Das Ceratobranchiale des vierten Kiemenbogens trägt an der Artiku-

[1] Es ist gewiss nicht ohne Interesse, dass Hyrtl vor mehr als zwanzig Jahren die Beobachtung machte, dass gewisse Bildungsverhältnisse am vierten Kiemenbogen, die er bei Clupeiden stets im Zusammenhange mit einem accessorischen Kiemenorgan traf, auch an den entsprechenden Skelettheilen einiger Characiniden, speciell auch der Gattung Citharinus, in ähnlicher Weise vorkämen. Auf Grund dieses Befundes am Skelet schloss er auf Verhältnisse der umgebenden Weichtheile und sagte mit großer Bestimmtheit voraus, dass wenigstens die Gattungen Citharinus und Prochilodus von denen er leider nur Skelette zur Verfügung hatte, ein accessorisches Kiemenorgan besitzen müssten. Die von mir gelieferte Bestätigung dieser scharfsinnigen Prognose (Prochilodus besitzt, wie später dargethan werden soll, ebenfalls ein Kiemenorgan) ist ein erneuter Beweis dafür, mit welcher Sicherheit in vielen Fällen von dem Verhalten der Skelettheile auf das Verhalten der umgebenden Weichtheile geschlossen werden kann.

[2] Vgl. meine Arbeit, Das Cranium der Characiniden. Morphol. Jahrb. Bd. X.

lationsstelle mit dem nächstfolgenden Stück dieses Bogens eine nach hinten gerichtete, abgerundete, etwas platte knöcherne Vorragung, welche der früher beschriebenen knopfartigen, den Verschluss des Kiemenorgans besorgende Anschwellung als feste Stütze dient. Das Epibranchiale dieses Bogens ist in seinem Anfangstheil am Gelenk in ganz normaler Weise gebildet. Während nun die vordere, die Gefäßrinne begrenzende, Knochenleiste sich bis hinauf zum Pharyngobranchiale hin ganz gewöhnlich verhält, verbreitert sich die hintere Knochenleiste, allmählich ansteigend, zu einer dünnen Knochenplatte, um nicht weit von der Artikulationsstelle mit dem Pharyngobranchiale plötzlich wieder abzufallen. Diese beilförmige Knochenplatte liegt da, — wie schon oben erwähnt wurde, — wo der obere Abschnitt der vierten Kieme an die Kiemenhöhle angewachsen ist, zwischen dieser Kieme und dem accessorischen Kiemenorgan, und bildet für das letztere eine vordere resp. laterale Stütze.

Citharinus besitzt jederseits zwei hinter einander liegende schwach entwickelte Pharyngobranchialia. Das vordere (Fig. 3 *phb*[1]) gehört den ersten drei Bogen an und stellt einen länglichen Knorpel vor, der nichts Bemerkenswerthes bietet. Das hintere Pharyngobranchiale (*phb*[2]) ist nur an seinem vorderen Abschnitt, dort wo es mit dem vierten Epibranchiale artikulirt, knorpelig; nach hinten und unten setzt es sich in einen langen, spitzen, verknöcherten Fortsatz fort, welcher parallel dem vierten Epibranchiale verläuft und mit dem unteren Rande des letzten durch ein starkes Band in Verbindung steht. Dieser Fortsatz und dieses Band bilden die untere Stütze des oberen Theiles des Kiemenorgans gegen die Rachenhöhle hin. Ein ähnlich gestalteter lanzettförmiger knorpeliger Skelettheil (Fig. 3 *x*) erhebt sich von dem Gelenke zwischen Cerato- und Epibranchiale des vierten Bogens, wo er mit einem Bande angeheftet ist und stützt die laterale Wand des accessorischen Kiemensacks in dessen unteren Abschnitte[1].

[1] Die Deutung dieses Skelettheiles ist nicht ganz leicht. Man könnte wegen der Art seiner Verbindung mit dem vierten Kiemenbogen an einen Kiemenstrahl denken, der bedeutend vergrößert wäre. Für diese Annahme würde aber jede Begründung fehlen, denn wir kennen bei Teleostiern keinen Fall, in welchem ein Kiemenstrahl eine derartige Veränderung einginge. Dagegen liegen uns bei Clupeiden bestimmtere Vergleichungsobjekte vor. Ich meine damit die Rudimente eines fünften Kiemenbogens. Einem solchen Rudimente, und zwar dem Epibranchiale eines fünften Bogens, möchte ich das fragliche Knorpelstück von Citharinus für homolog ansehen. Ich werde dazu bestimmt durch das bei Clupea und bei Alepocephalus bestehende Verhalten,

Jeder der unteren Schlundknochen (*ph*) von Citharinus besteht aus einer in der Schleimhaut der Rachenhöhle horizontal gelagerten Knochenplatte, von der Gestalt eines ungleichseitigen, rechtwinkeligen Dreiecks. Mit ihrer längeren Kathete verbindet sich diese Platte mit ihrem Antagonisten. In der Mittelnaht der beiden Knochen befindet sich senkrecht nach unten tretend eine schmale Knochenleiste, an welcher beide Knochen Theil nehmen und welche verschiedenen Muskeln, die vom Schultergürtel zu den Schlundknochen ziehen, zum Ansatz dient. Längs der Hypothenuse entspringt von jedem Schlundknochen ebenfalls eine absteigende breite Knochenlamelle, welche von der letzten Kiemenspalte hinabsteigt und dicht unter der Schleimhaut der Kiemenhöhle gelagert erscheint. Die unteren Schlundknochen vom Citharinus sind, eben so wie die oberen, zahnlos. Die unteren Schlundknochen müssen als Theile des Visceralskelets betrachtet werden, welche einem der beiden unteren Stücke der vorhergehenden, weniger reducirten Kiemenbogen homolog sind, also entweder dem Cerato- oder den Basibranchialia. Die Reduktion des Visceralskelets erfolgt, wie man bei Betrachtung einer Reihe von verschiedenen Formzuständen (Heptanchus, Hexanchus, höhere Selachier, Teleostier) leicht ersehen kann, von hinten nach vorn, indem einzelne der Stücke, welche einen Bogen zusammensetzen, rudimentär werden und schließlich ganz wegfallen. Und zwar erfolgt diese Reduktion in ganz typischer Weise. Bei Heptanchus besitzt der letzte, siebente Bogen, bloß ein Cerato- und Epibranchiale; das Basi- und Pharyngobranchiale fehlen[1].

Der sechste Bogen besitzt sämmtliche vier Theile. Bei Hexanchus ist der siebente Bogen ganz geschwunden und es sind am sechsten Bogen, von den ursprünglichen vier bei dem vorhin erwähnten Notidaniden noch vorhandenen Stücken das Basi- und Pharyngobranchiale weggefallen[2]. Noch weiter ist dieser Reduktionsprocess

---

wo ein solcher keine andere Deutung zulassender Skelettheil besteht. Bei Alosa vulgaris wie bei Clupea ist dieses Gebilde durch ein Band mit dem Ceratobranchiale des fünften Bogens im Zusammenhang. Siehe meine Bemerkungen im Supplement des vierten Bandes dieses Jahrbuches pag. 24. Jedenfalls besteht bei Citharinus eine mindere Reduktion im Bereiche des Kiemenapparates als bei anderen Teleostier-Abtheilungen, und es darf dieses Verhalten wie bei den Clupeiden mit jenen Einrichtungen in Zusammenhang gebracht werden, wie in vorstehendem Aufsatze eine beschrieben wird. C. G.

[1] C. Gegenbaur, Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere. Das Kopfskelet der Selachier. 1872. Taf. XVIII Fig. 1.

[2] Gegenbaur, l. c. Taf. XVIII Fig. 2.

bei höheren Haien fortgeschritten, bei denen der ganze sechste Bogen geschwunden ist und deren fünfter Bogen nur von dem Cerato- und Epibranchiale gebildet wird[1]. Es sind also zunächst die Basi- und Pharyngobranchialia, welche schwinden — darauf werden auch die anderen Stücke reducirt. Von diesem wie es scheint nicht bloß für die Selachier, sondern auch für Ganoiden und Teleostier gültigen Verhalten aus, können auch die Verhältnisse bei Knochenfischen beurtheilt werden. Bei diesen fehlt ganz allgemein am vierten Bogen ein Basibranchiale, das folglich am fünften Bogen erst recht nicht erwartet werden kann. Der fünfte Bogen besteht nur höchst selten (bei einigen Clupeiden[2]) aus zwei Stücken, welche, wie eben nachgewiesen, nur einem Cerato- oder Epibranchiale entsprechen können. Für gewöhnlich ist nur ein unteres Stück vorhanden — der untere Schlundknochen — welcher dem Ceratobranchiale der anderen Bogen homodynam sein muss.

In der That sind die unteren Schlundknochen (*ph*) von Citharinus nicht schwer auf den gewöhnlichen Bau der Ceratobranchialia zurückzuführen. Die mittlere von der Vereinigungsstelle dieser beiden Knochen absteigende Knochenleiste würde der hinteren zugeschärften Knochenleiste entsprechen, die breite lateral absteigende Knochenlamelle der vorderen Leiste, der Raum zwischen beiden der Rinne des Ceratobranchiale, in welcher die Gefäße und Nerven der Kieme gelegen sind, und von welcher die Kiemenblättchen ihren Ursprung nehmen.

In diesem, von den Schlundknochen begrenzten Raume liegen bei Citharinus die dem unteren Abschnitt des accessorischen Kiemenorgans zugehörigen Läppchen, welche somit genau dieselbe Stelle einnehmen, die den Blättchen der fünften Kieme zukommen müsste, falls Citharinus eine solche besäße.

Behufs Feststellung des feineren Baues dieses Organs wurden einzelne Läppchen, nachdem sie gefärbt und aufgehellt waren, zwischen zwei Objektträgern komprimirt. Auf diese Weise konnten ausgezeichnete Übersichtspräparate erhalten werden (vgl. Fig. 4). Außerdem wurden Schnitte durch in Chromsäure gehärtete Läppchen in verschiedenen Richtungen angefertigt. Durch Kombination dieser verschiedenen Methoden bin ich zu folgenden Vorstellungen über den

[1] Gegenbaur, l. c. Taf. XVIII Fig. 3, 4, Taf. XIX Fig. 3.

[2] Gegenbaur, Über das Kopfskelet von Alepocephalus rostratus. Morphol. Jahrb. Bd. IV. Supplement.

feineren Bau des accessorischen Kiemenorgans gelangt. Von dem blinden Sacke aus erstreckt sich in jedes Läppchen ein weiter Gang (Fig. 4 *a*), der sich in demselben, unter Verengerung des Lumens, zu verästeln beginnt. In einzelnen Fällen sind die Theilungen desselben von Anfang an sehr regelmäßig dichotomisch, in anderen Fällen erfolgen die ersten Theilungen nicht ganz regelmäßig, doch tritt eine sehr regelmäßige Dichotomie später immer deutlich zu Tage. Die Endverzweigungen reichen bis dicht an die äußere Peripherie und deren Zahl beträgt je nach der Größe der Läppchen von etwa 20 an bis über 60. Die Gänge sind mit einem Epithel ausgekleidet, dessen Zellen an den von mir untersuchten Objekten durch Maceration in dem schwachen Alkohol, in welchem die Fische konservirt waren, sich abgelöst hatten und an einzelnen Stellen zusammengehäuft lagen. Über den Charakter dieses Epithels kann ich daher nichts Genaueres angeben, nur so viel ist sicher, dass es kein Cylinderepithel gewesen sein kann, sondern zu der Kategorie der niedrigen Epithelien gehört haben muss.

Die Wandungen der Gänge werden von einer Schicht von quergestreifter Muskulatur gebildet (Fig. 5 *m*), die in Ringfasern angeordnet ist. Außer dieser, jedem Gange eigenthümlichen Muskelschicht wird jedes Läppchen von einem gemeinsamen Muskelstratum umgeben, von welchem aus Züge von Längsfasern in die Septa (*s*) zwischen den einzelnen Gängen sich erstrecken. Die von mir unterschiedenen Muskelzüge sind nicht scharf von einander geschieden, vielmehr verflechten sie sich in mannigfaltiger Weise und lassen nur im Allgemeinen die beschriebene Anordnung unterscheiden.

An der unteren Wand eines jeden Ganges ist ein aus dichterem Bindegewebe gebildetes Längsband zu unterscheiden (Fig. 5 *l*), das sich entsprechend den Verästelungen der Gänge mit diesen verzweigt (Fig. 4 *l*). Von diesem Bande entspringen zwei Reihen von Knorpelstäben, welche in das Lumen der Gänge hineinragen und zwei Längsfalten der Schleimhaut stützen helfen. Dadurch wird der Raum jedes Ganges in zwei Abschnitte getheilt, welche zwischen den freien Rändern jener Längsfalten unter einander zusammenhängen. Jeder Knorpelstab hat ungefähr die Gestalt einer Sichel, deren Handhabe (*k'*) in dem Längsbande (*l*) befestigt ist und deren gekrümmte Klinge in das Lumen des Ganges hineinragt. Diese Knorpelstäbe entspringen mit einander alternirend und halten, da ihre Enden aus einander klaffen, das Lumen der Gänge offen. Die Substanz, aus der sie bestehen, ist homogen, sehr stark lichtbrechend

und enthält nur spärliche, sehr kleine Zellen. In der letzten Hinsicht erinnern sie ganz auffallend an die knorpeligen Stützen der Kiemenblättchen, namentlich an die sekundären federartig angeordneten Kiemenstrahlen, welche den großen primären Kiemenstrahlen aufsitzen. Da die Knorpelspangen sich terminal in die in die Gänge einragende Schleimhautfalte erstrecken, kommen sie nur einem Abschnitte der letzteren zu. Das Lumen der Gänge ist also je in einen von Knorpel gestützten und einen dieser Stütze entbehrenden Raum geschieden. Ersterer (Fig. 5 *c*) ist der engere, letzterer (*c'*) ist der weitere Raum.

Was die Herkunft der Nerven betrifft, so habe ich drei bis vier Fädchen des Ramus intestinalis Vagi zum Organ treten und sich zwischen dessen Lappen verlieren gesehen. Weniger sicher bin ich in Beziehung auf die Gefäße dieses Organs. Der Erhaltungszustand der mir zur Verfügung stehenden Exemplare war leider kein genügender, um diese Frage sicherzustellen. Nach Allem, was ich gesehen habe, halte ich es für unwahrscheinlich, dass dasselbe seine Gefäße in der Weise, wie es von Hyrtl für das ähnlich gebaute Organ von Chanos nachgewiesen ist, von der vierten Kiemenarterie oder gar von dem Truncus arteriosus selbst erhält. Aller Wahrscheinlichkeit nach wird es von Ästen der Aorta versorgt, und bekommt somit für gewöhnlich arterielles Blut, welches die Kiemen bereits passirt hat. Doch will ich für diese Angabe keine Verantwortlichkeit übernehmen und überlasse die definitive Feststellung dieser Verhältnisse künftigen Untersuchungen. Eben so wenig wie über die zuführenden Gefäße bin ich im Stande irgend welche positive Angaben über die abführenden Gefäße dieses Organs zu machen. Über die physiologische Bedeutung dieses accessorischen Kiemenorgans können, da wir über die Lebensweise von Citharinus nichts Sicheres wissen, nur Vermuthungen aufgestellt werden. Die ganz außerordentlich entwickelte quergestreifte Muskulatur, welche jedes Läppchen und jeden einzelnen Gang umspinnt, ist ein sicherer Beweis dafür, dass Kontraktionen, und zwar wahrscheinlich willkürliche, ausgelöst werden können, die eine Entleerung des Inhalts der Gänge zur Folge haben müssen. Da es nun nach dem ganzen Bau des Organs, an welchem sich keine Spur von drüsigen Bildungen wahrnehmen ließ, nicht denkbar ist, dass der Inhalt der Gänge ein Sekret sei, so kann man nur annehmen, dass derselbe von außen, von der Kiemenhöhle her, aufgenommen werde. In der That sehen wir auch einen Mechanismus ausgebildet, welcher eine Aufsaugung

in die Gänge der Läppchen sehr wohl besorgen könnte. Wenn die Muskulatur, speciell die Ringmuskeln der einzelnen Gänge, sich kontrahirt, so müssen ganz nothwendigerweise die freien aus einander klaffenden Enden der Knorpelstäbe gegen einander geneigt werden, möglicherweise wird dabei auch die Krümmung der Stäbe eine geringere. Außerdem werden durch die in den Septa verlaufenden Längsfasern die Gänge und das ganze Läppchen stark verkürzt werden müssen. Sobald nun die Muskulatur wieder erschlafft, werden die elastischen Knorpelstäbe ihre alte Lage und Gestalt anzunehmen bestrebt sein, und es werden dabei die Seitenwände der Gänge aus einander getrieben werden. Auch in der Erschlaffung der Muskulatur selbst und in ihrer Rückkehr zum ursprünglichen Volum muss ein Moment liegen, welcher eine Aufsaugung von außen bewirken muss. Welcher Art das von außen aufgenommene Medium sei, ob Wasser oder Luft, kann mit Sicherheit nicht entschieden werden, da keine einzige darauf bezügliche Angabe vorliegt. Doch ist es durch eingehende Betrachtung anderer, mit accessorischen Kiemenorganen versehener Formen immerhin möglich, mit einem gewissen Grade von Wahrscheinlichkeit sich für die eine oder die andere Alternative zu entscheiden.

Nach dem ganzen Habitus muss Citharinus ein Fisch sein, der sich von vegetabilischen Substanzen nährt. Die rudimentäre Bezahnung, welche sich auf eine obere und eine untere Reihe von wimperartigen Zähnchen beschränkt, welche ganz lose in der Schleimhaut der Lippen stecken und eher zum Tasten, als zum Abbeißen tauglich erscheinen, und die große Länge des vielfach gewundenen Darmes sprechen entschieden dafür. Sichergestellt wird dieses durch die Untersuchung des Magen- und Darminhalts. Bei allen drei von mir untersuchten Exemplaren fand ich den Nahrungskanal vollgepfropft mit einem schwärzlichen Schlamm. Die mikroskopische Untersuchung ergab, dass derselbe neben kleinen Gesteinfragmenten und dunklen Detritusmassen eine Menge von Diatomeen und anderen einzelligen Organismen enthielt. Es ist demnach zweifellos, dass Citharinus ein Schlammfisch ist, der wahrscheinlich eine ähnliche Lebensweise führt, wie unsere einheimischen Schlammfische, die Karausche, die Schleie und Cobitis fossilis.

Es ist eine sehr bemerkenswerthe Thatsache, dass die Fische, welchen accessorische Athmungsorgane zukommen, ausschließlich Schlammbewohner sind. Unter den Characiniden finden sich ähnliche Organe, wie bei Citharinus, wie es scheint bei der ganzen

Gruppe der Curimatina. Nun wissen wir aber aus den spärlichen Mittheilungen, welche über die Lebensweise dieser Fische vorliegen, ganz zweifellos, dass sie alle Schlammbewohner sind. Wenn auch keine direkten Beobachtungen vorlägen, so könnte man es doch aus dem anatomischen Bau dieser Fische schließen, denen häufig wulstige Lippen zukommen und deren Bezahnung eine mehr oder minder rudimentäre ist, und namentlich aus dem außerordentlich langen, sehr dünnen, fadenförmigen Darm, der vielfache Windungen bildet.

Unter den Welsen begegnen wir accessorischen Kiemenorganen bei den Clariinen und bei Saccobranchus. Die ersten leben in den verschlammten Flüssen Afrikas und Indiens, und als Magen- und Darminhalt habe ich bei mehreren untersuchten Exemplaren, die zu verschiedenen Arten gehörten, Pflanzentheile und große Mengen eines zähen, schwarzen Schlammes gefunden. Saccobranchus lebt, wie bekannt ist, in Pfützen und Cisternen und ist ein Schlammfisch par excellence. Die gleiche Lebensweise, wie der zuletzt erwähnte Fisch, soll auch Amphipnous aus der Familie der Symbranchier führen.

Unter den Clupeiden ist vor Allem Chanos zu erwähnen, der ein höchst ausgebildetes schneckenartig geformtes Organ besitzt, welches, wie Hyrtl[1] nachgewiesen hat, venöses Blut aus der vierten Kiemenarterie erhält. Nun zeichnet sich aber gerade Chanos durch eine unter Teleostiern nicht gewöhnliche Länge des Darmes aus, welcher mit Schlamm etc. erfüllt gefunden wird[2]. Für eine derartige Lebensweise spricht auch das zahnlose Maul und die außerordentlich ausgebildeten Zähne an der inneren Seite der Kiemenbogen. Ein Homologon desselben Organs kommt bei der Familie der Clupeiden in ziemlich weiter Verbreitung vor, auch bei Formen, welche keine Schlammbewohner sind. Doch besitzt es in diesen Fällen auch (mit Ausnahme der Gattung Chatoessus vielleicht) sicher keine respiratorische Funktion, da es zu gering entwickelt ist und eine nur unbedeutende Vaskularisation aufweist. Letzteres gilt auch für die Gattung Heterotis aus der Familie der Osteoglossiden, welche eine höchst ausgebildete Schnecke besitzt. Das Organ von Heterotis erhält, wie Hyrtl nachgewiesen hat, einen sehr starken Ast vom N. vagus, ein Verhalten, welches auf eine Sinnesfunktion

---

[1] Hyrtl, Denkschriften der k. Akademie. Math.-naturw. Klasse. Bd. XXI.

[2] Cuvier et Valenciennes, l. c. Tome XIX. pag. 184 und Stannius, Handb. d. Zootomie. 2. Aufl. 2. Th. pag. 196 Anm.

hinzuweisen scheint und es wäre nicht unmöglich, dass auch die entsprechenden Organe der meisten Clupeiden dieselbe, allerdings noch nicht näher anzugebende Funktion besitzen. Es wäre jedenfalls wünschenswerth, wenn das Verhalten der Nerven zu diesen Organen einmal untersucht würde, was bisher nicht geschehen ist.

Außer diesen erwähnten accessorischen Athmungsorganen im Bereich der Kiemenhöhle sind in der Abtheilung der Physostomen keine anderen bekannt, doch scheint es mir hier die richtige Stelle zu sein, um noch ein accessorisches Organ zu erwähnen, welches dadurch bemerkenswerth ist, dass es mit der Lebensweise des betreffenden Fisches im Schlamm zusammenhängt. Ich meine den mit einem eigenthümlich umgebildeten Epithel ausgestatteten respiratorischen Darm von Cobitis fossilis[1].

Bei Acanthopteren werden accessorische Kiemenorgane in der Familie der Labyrinthobranchier und bei verwandten Luciocephaliden beobachtet. Das Organ der Labyrinthobranchier ist häufig und ausführlich beschrieben worden, während dasjenige der Luciocephaliden nicht genauer bekannt ist, jedenfalls scheint es eine andere Lage zu haben, als bei den ersteren. Bei den Ophiocephaliden findet sich über den Kiemen bloß eine weite Höhlung, welche offenbar ebenfalls als accessorisches Athmungsorgan fungirt; besondere Organe finden sich nicht vor.

Alle diese erwähnten Fische sind, so viel wir wissen, Schlammbewohner. Valenciennes giebt für Osphromenus olfax (den Gourami) ausdrücklich an, dass derselbe in Teichen zusammen mit kleinen limnophagen Cyprinodonten lebe. Auch der kleine, in der letzten Zeit vielfach in Aquarien gehaltene Macropodus venustus (eine domesticirte Form eines Polyacanthus, wie Günther annimmt), befindet sich am wohlsten in schmutzigem, verdorbenem Wasser. Aus allen Diesem scheint hervorzugehen, dass die sogenannten accessorischen Athmungsorgane ausschließlich bei Fischen angetroffen werden, welche durch ihre Lebensweise darauf angewiesen sind, sich in einem Medium aufzuhalten, in welchem die normale Kiemenathmung nicht mehr genügt den Gaswechsel des Blutes zu unterhalten. Für diese nur temporär aushelfende Funktion dieser Organe spricht auch die Gefäßversorgung derselben. Mit der einzigen, bereits erwähnten Ausnahme von Chanos falls die Angaben sicher

[1] Leydig, Arch. f. Anat. 1853. pag. 6. Lorent, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV. pag. 439.

sind) empfangen sie Blut, welches bereits die Kiemen passirt hat, und welches daher in normalen Verhältnissen arteriell sein müsste. Da nun aber der Gaswechsel des Blutes nach rein physikalischen Gesetzen erfolgt und von der morphologischen Beschaffenheit der Respirationsorgane unabhängig ist, so kann an eine erfolgreiche Funktion dieser Organe nur dann gedacht werden, wenn wir annehmen, dass sie befähigt sind auch in einem anderen Medium zu funktioniren, als die Kiemen.

Es sind hier zwei Möglichkeiten vorhanden. Entweder ist der betreffende Fisch im Stande gutes, respirables Wasser in seine Organe aufzunehmen, wenn er sich in die schlammerfüllten Regionen begiebt, oder er nimmt atmosphärische Luft auf. Das Letztere erscheint schon a priori das Vortheilhaftere, denn während das Wasser nur einen geringen Procentsatz Sauerstoff enthalten kann, besitzt die Luft 22 %. Das Umgekehrte gilt für den Kohlensäuregehalt. Während es leicht vorkommen kann, dass der Kohlensäuregehalt des Wassers nahezu bis zur Sättigung steigt und eine Decarbonisation des Blutes unmöglich macht, beträgt der Kohlensäuregehalt der aufgenommenen atmosphärischen Luft konstant nur circa 0,04 %. Auf jeden Fall ist Luftathmung vortheilhafter, als Wasserathmung. Dafür spricht auch die Thatsache. In allen Fällen, wo bisher Erfahrungen vorliegen, hat es sich herausgestellt, dass die accessorischen Athmungsorgane der Fische für die Luftathmung eingerichtet sind. Für Amphipnous und Saccobranchus liegen bereits ältere Berichte vor. Der erstere soll nach Taylor in seinen Athmungssack Luft aufnehmen. Das Gleiche wird für Saccobranchus behauptet. In Bezug auf die Labyrinthfische war früher die Meinung verbreitet, dass sie in ihre Organe Wasser aufnähmen, um, wenn sie ans Land stiegen, ihre Kiemen feucht halten zu können. Diese Fabel, die schon durch den ganzen Habitus der betreffenden, nach Art eines Barsches gebauten Fische widerlegt wird, welche auf dem Lande ganz unmöglich ihr Gleichgewicht behaupten könnten, spukt noch immer in einigen Lehrbüchern, so z. B. bei Wiedersheim. Durch die Untersuchung von Fr. Day[1], der diese Fische lebend beobachten konnte, ist es mit Sicherheit nachgewiesen, dass Anabas seine labyrinthförmigen Organe zur Aufnahme von Luft benutzt und das Gleiche wird wohl sicher auch für die übrigen Repräsentanten dieser Familie und für die verwandten Ophiocephaliden gelten.

[1] Fr. Day, The Fishes of Bengal.

Endlich ist es längst bekannt, dass Cobitis fossilis und wahrscheinlich auch Cobitis taenia in seinem Darmrohr ein eigenthümliches luftathmendes Organ besitzt.

Es ist sehr wahrscheinlich, dass auch die accessorischen Branchialorgane der Clariinen für die Luftathmung eingerichtet sind, da sie, wie in einer demnächst erscheinenden Arbeit über den Schädel der Siluroiden nachgewiesen werden soll[1], eine bloße Modifikation des bei Saccobranchus vorhandenen Organs vorstellen und mit den letzteren in genetischem Zusammenhange stehen. Bloß für die accessorischen Branchialorgane der Chariciniden und die nach ganz demselben Typus gebauten Organe einiger Clupeiden bleibt es noch eine offene Frage, ob sie für die Wasser- oder für die Luftathmung eingerichtet sind. Aus ihrem Baue, so weit er bisher bekannt ist, lassen sich weder Argumente für das Eine noch für das Andere hernehmen. Doch scheint mir nach dem eben Angeführten die größte Wahrscheinlichkeit sowohl aus rein physiologischen Gründen, als auch nach der ganzen bisher vorhandenen Erfahrung dafür zu sprechen, dass sie für die Luftathmung eingerichtet sind. In welcher Weise die Aufnahme und Abgabe von Luft speciell bei Citharinus erfolgen würde, ist bereits oben aus einander gesetzt worden.

Wenn diese Voraussetzungen richtig sind — und wenigstens zum Theil sind sie das ohne Zweifel — so sehen wir hier eine ganze Reihe von accessorischen Athmungsorganen in der Klasse der Fische ausgebildet, welche sich von den typischen Athmungsorganen derselben dadurch unterscheiden, dass sie nicht für die Wasserathmung, sondern für die physiologisch weit vollkommenere Luftathmung eingerichtet sind.

Die Bedingungen für die Ausbildung und Specialisirung aller dieser Organe liegen aber, wie ich glaube, in einer weit verbreiteten Eigenthümlichkeit vieler Fische (wenigstens, was die Teleostier anbetrifft), nämlich in der Eigenthümlichkeit, Luft aufzuschnappen, sobald das Wasser für die normale Respiration nicht mehr die erforderlichen Bedingungen liefert.

Es ist das eine alltägliche Erfahrung, die wir an Fischen im Aquarium machen. Speciell beobachtet habe ich dieselbe bei vielen Cyprinoiden, beim Wels, beim Hecht, bei Umbra Crameri, beim Barsch, und es scheint mir nicht unwahrscheinlich zu sein, dass die

[1] Die in Heidelberg an dem Materiale der anatom. Anstalt begonnene Untersuchung blieb leider unvollendet. C. G.

meisten Fische die Fähigkeit besitzen ihrem Athmungsbedürfnis durch Aufnahme von Luft nachzuhelfen, sobald die Wasserathmung nicht mehr ausreicht.

Um die genaueren Verhältnisse dieser Eigenthümlichkeit der meisten Fische konstatiren zu können, stellte ich einige Versuche an. So mangelhaft dieselben auch sind, so tragen dieselben doch zur Lösung dieser Frage Einiges bei; und desshalb hielt ich es auch nicht für unnütz dieselben anzuführen.

In ein größeres Gefäß mit Wasser, in welchem sich mehrere Exemplare von Alburnus und Rhodeus befanden, die seit einigen Tagen in der Gefangenschaft waren, und sich — allem Anschein nach — vollkommen acclimatisirt hatten, wurde einige Minuten lang Kohlensäure eingeleitet. Sehr bald nach Beginn des Versuches kamen die Fische an die Oberfläche und fingen an Luft zu schnappen. Wenn man nun einem dieser Fische das Operculum mit dem Suboperculum möglichst schonend entfernte, konnte man sich überzeugen, dass sich im hinteren, dorsalen Winkel der Kiemenhöhle stets eine Luftblase befand.

Auch im Darmkanal fand sich Luft, doch weniger konstant als an dem eben erwähnten Orte. Wurden diese Fische durch ein feines Drahtnetz verhindert an die Oberfläche zu kommen, so gingen sie sehr bald zu Grunde, während sie im anderen Falle mehrere Stunden leben konnten.

Es geht aus diesen Versuchen hervor, dass der hintere dorsale Theil der Kiemenhöhle bei den meisten Fischen gelegentlich zur Aufnahme von Luft und zur Unterstützung der normalen Athmung benutzt wird. Dieser Umstand giebt daher die Erklärung für die Thatsache, dass es gerade diese Region ist, in welcher sich vorwiegend accessorische Athmungsorgane ausbilden.

Amsterdam, den 8. Juni 1885.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVIII.

Fig. 1. Kopf von Citharinus Geoffroyi C. V. ums Doppelte vergrößert. Opercularapparat zum größten Theile entfernt.

Cl Clavicula,
rb Radii branchiostegi,
IV vierter Kiemenbogen, an welchem ein Theil der Kiemen weggenommen ist,
a Knopf.

Fig. 2. Derselbe Kopf nach Entfernung des größten Theiles der Kieme des vierten Kiemenbogens und Bloßlegung des accessorischen Branchialorgans.

V Nervus vagus,
IV vierter Kiemenbogen,
s Kanal des Branchialorgans,
b drüsenähnliche Läppchen des Branchialorgans.

Fig. 3. Kiemenskelet von Citharinus Geoffroyi, von oben gesehen. Auf der linken Hälfte sind die Epibranchialia und die Pharyngobranchialia weggelassen.

cp^1, cp^2 erste und zweite Copula,
bbr Basibranchiale,
cbr Ceratobranchiale.
epb Epibranchiale,
phb Pharyngobranchiale,
ph Os pharyngeum inferius,
x Rudiment eines fünften Epibranchiale.

Fig. 4. Ein Läppchen des Branchialorgans bei etwa 50maliger Vergrößerung.

a Der Ausmündekanal derselben. An ihm, wie an den Verzweigungen, welche das Innere des Läppchens durchsetzen, bemerkt man die Knorpelstützen.

Fig. 5. Querschnitt durch einige Gänge des Branchialorgans.

c, *c'* Lumen der Gänge,
s Scheidewände zwischen den Gängen,
k Knorpelspangen, welche eine Strecke jedes Ganges stützen und in das Lumen derselben einragen,
k' Basen dieser Knorpel,
k''' Stelle, an welcher die Wand eines Ganges schräg getroffen scheint, so dass mehrere der Knorpelspangen hinter einander liegend sich darstellen,
l Ligament,
m quergestreifte Muskelschicht.

Fig. 1

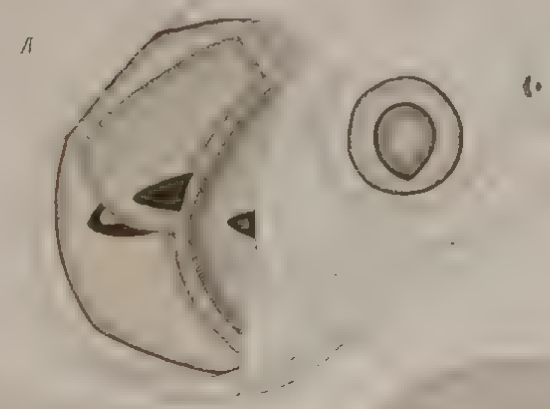


Fig 3

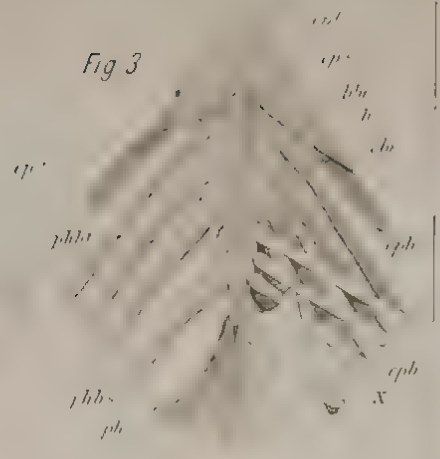


Fig 4.

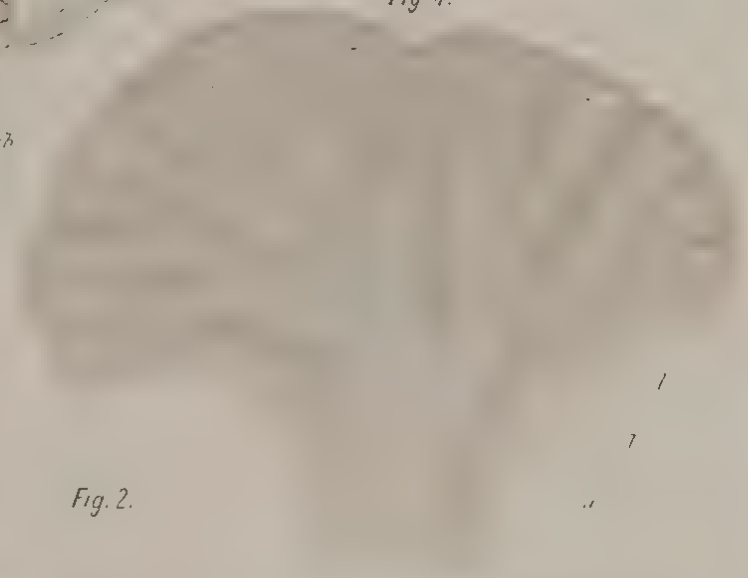


Fig. 2.

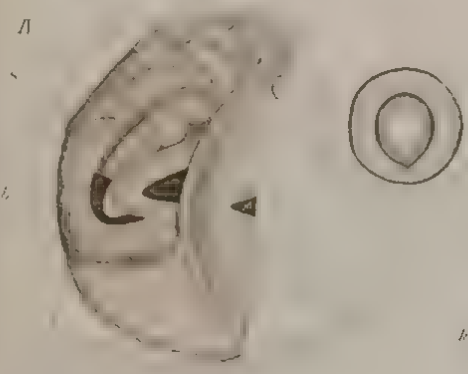
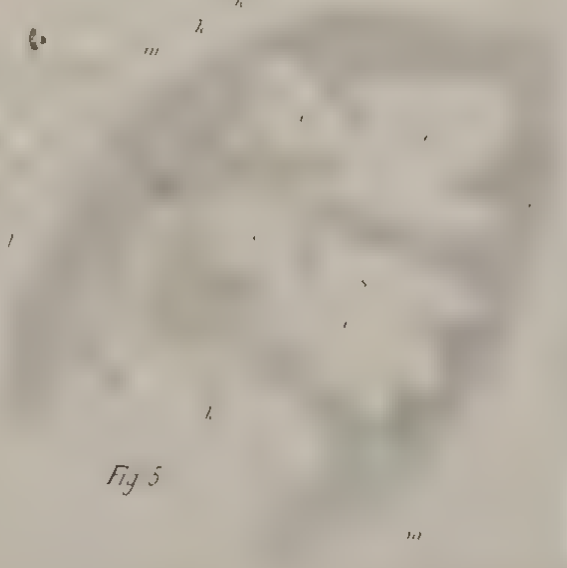


Fig 5



Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig

Über die sogenannte Leydig'sche Punktsubstanz im Centralnervensystem.

Von

B. Haller.

Ohne auf die Litteratur einzugehen möchte ich über die sogenannte LEYDIG'sche Punktsubstanz einige Angaben mittheilen.

Von der älteren Definition der LEYDIG'schen Punktsubstanz absehend, möge bloß erwähnt werden, dass Prof. LEYDIG in neuester Zeit diese für ein feines Netzwerk erklärt hat, welches seiner Meinung nach ein bindegewebiges sein soll. Ohne seine Angaben hier weiter zu erörtern, über welche ich mir mich zu äußern bereits erlaubt habe[1], und worüber man im Original nachlesen möge[2], sei nur erwähnt, dass LEYDIG meiner Meinung nach mit einigem Rechte diesen Bestandtheil des Centralnervensystems der Evertebraten mit der Neuroglia der Wirbelthiere im Rückenmarke etc. gleichstellt. Wie weit dieses zulässig ist, möge hier erörtert werden.

Das einfachste Verhalten des centralen Netzwerkes höherer Evertebraten findet sich zweifellos bei gewissen niederen cephalophoren Mollusken, den Chitonen, Patellen und rhipidoglossen Prosobranchiern. Wie ich bei diesen Thieren bewiesen zu haben glaube[3], besteht das centrale Nervennetz nur aus nervösen Theilen, d. h. aus verästelten Ausläufern der Ganglienzellen. Diese verzweigen sich entweder in jenem centralen Nervennetze, dasselbe bildend, oder sie

[1] Dieses Jahrbuch Bd. XI.
[2] Zelle und Gewebe. Bonn 1885.
[3] l. c.

verbinden sich auf direkte Weise mit ähnlichen benachbarter Zellen; sie können aber auch direkt in einen Nervenstamm als Nervenfaser eintreten. Außer dieser direkten Ursprungsweise der peripheren Nervenfasern aus Ganglienzellen, können solche auch aus dem centralen Nervennetze entstehen, wie dieses an genanntem Orte gezeigt wurde. Das Centralnervensystem unmittelbar umhüllende Bindegewebe nimmt nur in so fern daran Antheil, als es entweder Ganglienzellen, ähnlich wie im Rückenmarke, umhüllt, oder durch die periphere Ganglienzelllage hindurchtretende Fortsätze in das centrale Nervennetz sendet, wo dann diese blind endigen. Bei diesen Thieren nimmt somit das Bindegewebe keinen Antheil an der Bildung des centralen Netzes, sondern dieses wird ausschließlich von Fortsätzen der Ganglienzellen gebildet. Hier finden wir also sehr primäre Verhältnisse vor, denn bei den Medusen nimmt Bindegewebe an der Bildung des Nervenringes eben so wenig wie bei anderen Cölenteraten Antheil.

Obgleich meine bezüglichen Untersuchungen auch auf andere Thiere ausgedehnt wurden und auch zum größten Theil selbst in Fertigstellung der Tafeln beendigt sind, so muss ich mich in Ermangelung an Zeit einstweilen mit dieser vorläufigen Mittheilung begnügen.

Bei der Polynoide Lepidasthenia elegans Gr. und Nereis Costae Gr. fand ich nun kurz Folgendes.

Ein Querschnitt durch die Mitte des Hirns zeigt nach oben zu jederseits ein dickeres d. h. vielschichtiges Ganglion von sehr kleinen Ganglienzellen gebildet, die den anderen Nervenzellen des Hirns gegenüber noch die Eigenheit besitzen, dass ihre Kerne durch Ammoniakkarmin sowohl wie Pikrokarmin intensiver gefärbt werden. Es ist dasselbe Ganglienpaar, welches Eduard Meyer[1] bei Polyophthalmus pictus Clap. als erstes Ganglienpaar des Gehirns bezeichnet. Sie stoßen bei Lepidasthenia nach oben zu, fest den Augen anliegend, an die Epidermis, von welcher sie nur durch die Nervenhülle getrennt sind. Bei Nereis, wo zwischen Epidermis und Gehirn jederseits eine, medianwärts von der anderen getrennte Höhlung liegt, stößt das Gehirn und somit auch dies Ganglion nicht an die Epidermis. Die nervösen Bestandtheile des Hirns sind von einem

[1] Zur Anatomie und Histologie von Polyophthalmus pictus Clap. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXI.

bindegewebigen, sehr weitmaschigen Netze eingehüllt, welches sich in oben genanntes Ganglion, aus dem außer andern der Tentakelnerv entspringt, fortsetzt. Sowohl lateralwärts als median von diesen Ganglien sind große helle birnförmige Ganglienzellen gelegen, die in die Maschenräume des genannten Bindegewebes eingebettet sind; nur an Stellen, wo diese Nervenzellen sehr dicht an einander liegen, greift dieses Bindegewebe zwischen sie nicht ein. Die weiteren Fortsätze dieses Netzes sowohl, so wie theilweise jene der genannten größtentheils birnförmigen Ganglienzellen, aber an distinkter Stelle auch Fortsätze der Zellen des erwähnten Ganglion, treten medianwärts in das Faserwerk ein, welchem zellige Elemente nervöser Art gänzlich fehlen. Aus diesem medianen Netzwerke entstehen die Kommissurensysteme. Dasselbe wird auch von unten von dem genannten bindegewebigen Netzwerke umgeben, dem, unmittelbar an das Faserwerk stoßend, abermals große Ganglienzellen eingelagert sind, welche ihre Fortsätze in das Faserwerk senden.

So viel über die Topographie des Hirns dieser Anneliden, deren Nervensystem baldigst ausführlicher beschrieben werden soll. Wie ist nun jenes centrale Faserwerk beschaffen?

Bevor ich hierauf Antwort gebe, möge jenes perineurale bindegewebige Netz besprochen werden. Es besteht aus einem weitmaschigen Netzwerk, dessen verdickte Knotenpunkte öfter einen Kern enthalten. Das Netzwerk nimmt weder durch ammoniakalischen Karmin noch durch Pikrokarmin eine Färbung an und nur die Kerne in den Knotenpunkten verrathen eine ganz leise Färbung. Sowohl dieser Umstand als viele andere und unter diesen hauptsächlich der gelbliche Hornglanz weisen darauf hin, dass dieses Netzgewebe ähnlich dem Glianetze der Vertebraten verhornt ist.

Wenn man einen Schnitt durch die äußere Nervenhülle mit Pikrokarmin tingirt, ergiebt sich, dass ihre äußere dickere Hälfte sich schön rosa färbt, während die innere bloß eine orange bis gelbe Färbung annimmt, welche zwei Färbungen durch Zwischenfarben kontinuirlich in einander übergehen. Dieses weist darauf hin, dass wenn gleich hier keine ausgesprochene Schichtenbildung vorliegt, doch der innere Theil dieser Hülle chemisch von dem äußeren sich differenzirt hat. Aus diesem inneren Theile der Umhüllung gehen Fortsätze in das perineurale Netz über. Präciser ausgedrückt lautet dies so, dass letzteres mit ersterem organologisch eng zusammenhängt.

An das centrale Faserwerk angelangt setzt sich das perineurale Bindegewebe auch in dasselbe fort, doch ist es an diesem Orte feinmaschiger und zarter und scheint auch weniger verhornt zu sein.

Außerdem enthält dieses Faserwerk auch nervöses Netz, welches viel feiner als ersteres ist und mit diesem natürlich nicht zusammenhängt. Somit besteht also bei den angeführten Anneliden ein centraler ganglienzellenloser Theil des Gehirns aus einem nervösen und einem bindegewebigen Netze, welche beide von Kommissuralfasern und größeren Nervenfasern unterbrochen resp. durchzogen sein können. Wie ich ferner an den Nerven des hinteren Augenpaares konstatiren konnte, entstehen deren innere Fasern aus dem nervösen centralen Nervennetze, während die äußeren Fasern im Nerven ihren Ursprung direkt aus den anliegenden größeren Ganglienzellen nehmen. Somit ist auch hier die doppelte Ursprungsweise der Nervenfasern festgestellt ähnlich wie bei genannten Mollusken. Auch im Bauchmarke von Lumbricus, wo im Gegensatze zu den angeführten Anneliden, bei denen die Ganglienzellen ganz peripher gelegen sind, Ganglienzellen auch innerhalb des centralen Faserwerkes in den Anschwellungen liegen können, habe ich ein nervöses und ein bindegewebiges Netz entdeckt, doch scheint letzteres nicht verhornt zu sein. Die doppelte Ursprungsweise der Nervenfasern ist ganz unzweideutig vorhanden.

Unter den Arthropoden habe ich bei Tabanus bovinus sowohl das centrale Nervennetz als auch die doppelte Ursprungsweise der Nervenfasern mit Bestimmtheit beobachten können, wie weit aber das Bindegewebe hier an der sogenannten Leydig'schen Punktsubstanz Antheil nimmt, habe ich bis jetzt noch nicht ermittelt.

An die Verhältnisse der Anneliden reihen sich in dieser Beziehung die Vertebraten an. Bei diesen hat unlängst H. Gierke[1] die Stützsubstanz innerhalb des Centralnervensystems, die sogenannte Neuroglia, von ihm nur Glia genannt, wenn auch nicht im Sinne älterer Autoren und insbesondere Virchow's, ausführlich beschrieben und auch eine bereits von Kühne im peripheren Nervensystem entdeckte Verhornung desselben Netzes konstatirt.

[1] Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXV, XXVI.

Das nervöse Centralnetz hat aber bereits J. Gerlach gesehen und beschrieben. Und in der That hat auch Gierke darauf hingewiesen, dass man mit diesem bindegewebigen Netze unter günstigen Umständen »ein feines Netzwerk von allerzartesten, kaum noch sichtbaren Nervenfibrillen, den Endästen der Ausläufer jener eben beschriebenen Nervenzellen« erkennen könne.

Ich selbst habe das Rückenmark von Knochenfischen, dem Kaninchen und von einigen Vögeln untersucht und kam zu dem Resultate, dass die meisten Ganglienzellen neben ihren stärkeren Fortsätzen auch sehr zarte, bisher aus diesem Grunde zumeist übersehene Fortsätze besitzen, welche in neuester Zeit jedoch von G. Fritsch[1] an den Zellen der Spinalganglien von Lophius gesehen worden sind: diese letzteren lösen sich in allen Fällen, die größere jedoch nur öfter in das centrale Nervennetz auf. Besonders schön sah ich diese Verhältnisse an den riesengroßen Zellen des Rückenmarkes von Orthagoriscus. Es verbinden sich die Ganglienzellen mit einem Theil ihrer Fortsätze auch direkt unter einander. Dieses ist besonders schön durch die Tinktion mit einem neuen Pflanzenfarbstoffe aus den hochrothen Blüthen einer Begonie zu sehen, worüber ich noch Mittheilung machen werde, jetzt schon möchte ich nur bemerken, dass jene Farbe sehr unbeständig ist. Übrigens ist jenes Verhalten auch durch Goldpräparate schon demonstrirt worden. Die Fortsätze der Ganglienzellen gehen auch theilweise in markhaltige Fasern der grauen Substanz über. Das centrale Nervennetz verwob sich mit dem bindegewebigen Netze, ohne mit ihm sich zu verbinden. Somit ist auch bei den Vertebraten ein an die Anneliden erinnerndes Verhältnis vorhanden.

Wie weit das bindegewebige Netz beim Aufbau der sogenannten Leydig'schen Punktsubstanz in den verschiedenen Thierklassen (mit Ausschluss der Cölenteraten) Antheil nimmt, ob es sich mehr den Verhältnissen niederer Gasteropoden oder denen der Anneliden und Vertebraten anschließt, eventuell Mittelstufen vorstellt, weiß ich heute noch nicht, aber ich nehme ganz bestimmt an, dass das centrale Netz theilweise ein nervöses ist und als solches von den Fortsätzen der Ganglienzellen gebildet wird: ferner dass die doppelte Ursprungsweise der Nerven sich überall vorfindet, wovon möglicherweise das

[1] Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXVII.

reducirte Nervensystem parasitärer Formen in Betreff des Netzes eine relative Ausnahme machen dürfte.

Somit waren sowohl diejenigen, die dem centralen Netze des Rückenmarkes eine nervöse, als auch diejenigen, die ihm eine bindegewebige Natur zuschrieben, in einigem Recht, natürlich abgesehen von den alleinstehenden und auch von einander sehr verschiedenen Annahmen Stricker's und Leydig's.

Unlängst wurde in einer ausführlichen Arbeit vom norwegischen Forscher Fridtjof Nansen über die Anatomie der Myzostomen[1] berichtet, worin auch die Textur des Centralnervensystems besprochen wurde. Am 27. September l. J. wurde mir durch die Güte Herrn Nansen's eine vorläufige Mittheilung, in welcher er die Textur des Centralnervensystems der Ascidien und der Myxine glutinosa bespricht[2], zugesandt. Da ich nun des Norwegischen nur wenig kundig bin, hatte Herr Nansen die außerordentliche Zuvorkommenheit, mir auszugsweise seine diesbezüglichen Resultate in deutscher Sprache brieflich mitzutheilen. Hieraus ersehe ich, dass Nansen jenes centrale Netz als ein bloß bindegewebiges auffasst, welches, vielleicht in gewissem Sinne Leydig's, ein die wahren Nervenfibrillen »isolirendes« Gewebe darstellt. Die Nervenfibrillen würden aber nach Nansen im Centralnervensystem an einem veritablen Netze nicht Theil haben, sondern im Sinne Golgi's ein »nicht anastomosirendes« Geflecht bilden. Die Ganglienzellen sollen, wie Nansen sich bereits in seiner Myzostomenarbeit ausspricht ihrer physiologischen Natur nach zweierlei Fortsätze besitzen, die zwar beide zur Bildung des Geflechts beitragen, die einen jedoch ihrer Funktion nach zur Ernährung der Zelle dienen. Falls nun Nansen behauptet, dass gewisse Fortsätze zur Ernährung der Zelle dienen sollen, lässt sich diese Ansicht nicht kurzweg von der Hand weisen. Sowohl Nansen's Angaben wie auch die meinigen sind rein morphologischer Natur. Ich will immerhin zugeben, dass wo Zellen gleicher Art und Abstammung unter einander verbunden sind, und solch' eine Verbindung gleichartiger zu Haufen bei einander liegender Zellen wird durch die neuere Forschung, selbst die Pflanzen-

[1] Bidrag til Mysostomernes anatomici og histologici. Bergen 1885.

[2] Foreløbig Meddelelse om Undersøgelser over Centralnervensystemets histologiske Bygning hos Ascidierne samt hos Myxine glutinosa. Bergens Museums Aarsberetning for 1885.

gewebe nicht ausgenommen, fast überall konstatirt[1], diese Verbindungen auch zur Leitung von Stoffwechselprodukten aus einer Zelle in die andere dienen, dass jedoch dem nervösen Netze, das ich als solches erkannt habe, bloß diese Bedeutung zukäme, möchte ich schon darum nicht zugeben, da ich aus den Maschen dieses Netzes direkt periphere Nervenfibrillen mit aller Gewissheit sich konstruiren sah.

Zum Schlusse möchte ich noch die phylogenetische Bedeutung des Nervennetzes im Centralnervensystem kurz besprechen. Aus diesem Grunde möge auf die klassische Arbeit O. und R. Hertwig's über das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen Rücksicht genommen werden. Die Gebrüder Hertwig nehmen an, dass das Nervensystem anfänglich im Thierreiche als ein Netz sich vorfindet; je mehr sich nun im Laufe der Phylogenie ein centrales Nervensystem von einem peripheren sondert, um so mehr müssen die die peripheren Theile versorgenden Nevenfibrillen ihre plexusartige Anordnung aufgeben und »ihren Endorganen entsprechend zu Stämmen verbunden werden«. So weit die genannten Autoren.

Es hätte sich somit das Anfangs peripher über die ganze Körperoberfläche sich ausbreitende Nervennetz im Laufe weiterer Umbildungen des Körpers zurückgezogen, und sich zum centralen Nervennetze und der Ganglienzelllage koncentrirt. Bei den Medusen mögen schon specielle Anpassungen sich vollzogen haben, immerhin ist aber besonders aus den Abbildungen der Hertwig'schen Arbeit zu ersehen, dass benachbarte Ganglienzellen sich direkt verbinden können oder ihre feineren Ausläufer sich mehrmals theilend mit feinen Ästen anderer Ganglienzellen anastomosiren[2].

[1] So habe ich an der Magenmuskulatur (Erweiterung des Mitteldarmes) gewisser Chitonen gefunden, dass das die kontraktile Substanz gleichmäßig umgebende Sarcoplasma an Stellen, wo sich Kerne vorfinden, in dickere Fortsätze sich fortsetzend mit solchen anderer an- oder naheliegender Muskelbündel verbindet. Es kann sich aber ein solcher Fortsatz auch dichotomisch theilen und sich so mit zwei anderen Fortsätzen zweier anderer Muskelbündel verbinden. Auf diese Weise hängen die Muskelbündel netzartig zusammen. Man findet in diesen Ausläufern des Sarcoplasmas, welche aus Protoplasma und Paraplasma bestehen, auch Stoffwechselprodukte. Offenbar dient diese Verbindungsweise zur Förderung der Ernährung der Muskulatur. Man wird Angesichts dieser Struktur an die Muskelfasern der Nematoden erinnert, wo möglicherweise zukünftige Untersuchungen ähnliche Verhältnisse aufdecken werden, wie bei genannten Chitonen. Vorläufig nur so viel.

[2] Zukünftige Untersuchungen dürften vielleicht auch in dem faserigen

So ließe sich denn auch das centrale Nervennetz als das ursprünglich um die ganze Körperoberfläche gleichmäßig verbreitete erklären.

Retesdorf, bei Schässburg in Siebenbürgen, Ende Juni 1886.

Theile des Nervensystems der Medusen eine theilweise Netzstruktur auffinden lassen; es wäre dann dieser Punkt beim Studium des Nervensystems der Cölenteraten näher zu berücksichtigen.

Über den Bau der Bursaria truncatella; mit besonderer Berücksichtigung der protoplasmatischen Strukturen.

Von

August Schuberg.

Mit Tafel XIX, XX und zwei Figuren im Text.

Im Winter 1884/85 beschäftigte ich mich mit dem Studium des Ektoplasmas der Infusorien und war so glücklich, bei Gelegenheit dieser Untersuchungen, welche ich auf den Rath und unter der Leitung meines hochverehrten Lehrers, Herrn Professor Bütschli, unternommen hatte, auch einige Exemplare von Bursaria truncatella Müll. auf ihre Ektoplasmastrukturen untersuchen zu können.

Das Erscheinen der Arbeit Brauer's[1] über Bursaria veranlasste mich dann, meine eigenen Beobachtungen, die theilweise von denen Brauer's abwichen, zusammenzustellen, um die Punkte, welche nicht ganz unwichtig erschienen, zu berichtigen. Dies war um so mehr geboten, als meine Untersuchungen über das Ektoplasma der Bursaria mit früheren Angaben von Bütschli[2], die aber bisher in der Litteratur unberücksichtigt geblieben waren, übereinstimmten; ferner auch noch andere Forscher und bei anderen In-

[1] Brauer, Bursaria truncatella unter Berücksichtigung anderer Heterotrichen und der Vorticellinen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XIX. N. F. XII. 1885.

[2] Bütschli, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Konjugation der Infusorien. Abhandl. d. Senckenb. Naturf. Gesellsch. Bd. X. 1876.

fusorien bezüglich der Deutung ektoplasmatischer Strukturen ähnliche Missgriffe, wie Brauer, begangen zu haben schienen. Eine große Menge Bursarien, die ich unterdessen erhalten hatte, lud mich natürlich ein, meine früheren Beobachtungen nochmals zu kontrolliren. Bei dieser Gelegenheit ergaben sich noch verschiedene andere Resultate, die zum Theil neu sind, zum Theil frühere Angaben berichtigen dürften und welche ich desshalb mittheilen möchte. Es ist aus Vorstehendem ersichtlich, dass eine eingehende Untersuchung des Baues der Bursaria in allen seinen Verhältnissen nicht beabsichtigt war und dies mag vielleicht einige Lücken entschuldigen: namentlich habe ich Kern und kontraktile Vacuolen fast vollständig unberücksichtigt gelassen.

Meine Untersuchungsmethoden waren folgende: Außer lebenden Thieren, die durch entsprechendes Andrücken der am Deckgläschen angebrachten »Wachsfüßchen« festgelegt waren, wurden auch konservirte Individuen, und zwar meist mit gutem Erfolg, zur Untersuchung verwendet. Zur Fixirung benutzte ich — und wurden dadurch die Zustände des lebenden Thieres nur ganz wenig oder gar nicht verändert — entweder die Dämpfe der Überosmiumsäure, oder, was noch einfacher und vortheilhafter ist, das Gemisch von Chromsäure, Osmiumsäure und Essigsäure, wie es Flemming[1] zur Fixirung der Zelltheilungsfiguren empfahl, und das ich mit gleich guten Resultaten sowohl nach dem Flemming'schen Recept, wie nach der von Fol[2] angegebenen Modifikation anwendete. Derartig fixirte Thiere werden nach Auswaschen in Wasser, durch Einlegen in 1% ige Überosmiumsäure bis zu leichter Bräunung, zur Aufhellung und Aufbewahrung in Kanadabalsam sehr geeignet. Bei Präparaten von ganzen Thieren werden Pressungen durch Unterlegen von fein ausgezogenen Glasfäden unter das Deckglas leicht vermieden, wodurch gleichzeitig das Studium des Thieres von verschiedenen Seiten ermöglicht wird, indem man das Deckglas auf den Glasfäden leicht verschiebt. Durch Klopfen auf das Deckglas kann man einzelne Theile isoliren, was für die Untersuchung gleichfalls vortheilhaft ist. Für Schnitte, die sich bei gehöriger Sorgfalt leicht in jeder beliebigen Richtung ausführen lassen, wurden die Objekte zuerst durch Einlegen in Osmiumsäure vollständig geschwärzt und dann durch Behandlung mit starkem Böhmer'schen

[1] Flemming, Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung. 1882. pag. 381.
[2] Fol, Lehrbuch d. vergl. Mikroskop. Anat. 1. Lieferung 1884. pag. 100.

Hämatoxylin weiter tingirt, ein Verfahren, das am hiesigen zoologischen Institut seit langer Zeit schon für viele Objekte mit gutem Erfolg angewandt wird und neuerdings auch von anderer Seite[1] empfohlen worden ist. Bei der Präparation der Schnitte können durch das Auflösen und Auskrystallisiren des Paraffins leicht Zerreißungen entstehen und sind desshalb alle dabei vorkommenden Manipulationen mit besonderer Sorgfalt vorzunehmen.

I. Allgemeiner Bau des Körpers.

Obwohl meine eigenen Untersuchungen mit denen der früheren Beobachter in vielen Punkten nicht übereinstimmen, scheinen diese Differenzen gleichwohl in manchen Fällen weniger auf Beobachtungsfehler, als auf wirkliche Variationen im Bau der Bursaria zurückgeführt werden zu müssen. Sehr wichtig freilich sind diese Variationen kaum; ich führe sie auch hauptsächlich nur desshalb an, um die Verschiedenheit der bisher gegebenen Abbildungen in manchen Punkten wenigstens zu erklären.

Nur bezüglich der hin und wieder in Zeichnungen oder Beschreibungen[2] angegebenen »vollständigen Symmetrie« der äußeren Körperumrisse (bei Betrachtung des Thieres von der Bauch- oder Rückseite) glaube ich zu Zweifeln an der Richtigkeit der Beobachtungen berechtigt zu sein; denn ich konnte eine derartige Symmetrie nie beobachten: außerdem aber weiß ich aus eigener Erfahrung, dass schon durch leichtes Anpressen des Deckgläschens eine solche leicht künstlich hervorgerufen werden kann; da nämlich am Hinterende die größte Dicke des Thieres nicht genau median, sondern etwas nach der linken Körperseite zu erreicht wird (s. Fig. 9), kann bei einer Pressung diese Körperseite, die also diejenige der rechten Seite an Masse übertrifft, derart verschoben und zusammengequetscht werden, dass die etwas nach der Medianlinie zu eingekrümmte linke Begrenzungslinie (siehe Fig. 1—5) sich leicht mehr und mehr verflachen, ja sogar nach links hin ausbiegen kann. Dadurch wird aber, wie leicht verständlich ist.

[1] Stuhlmann, Über Nachbehandlung der Schnittserien mit Osmiumsäure. Zool. Anzeiger. 1885. VIII. Jahrgang. pag. 643.

[2] Stein, Organismus der Infusionsthiere. II. Abtheilung. Taf. XII Fig. 8. — Bütschli, Studien etc. Taf. XI Fig. 17. — Brauer, l. c. Fig. 1, sowie pag. 2.

eine annähernd symmetrische Gestaltung erreicht. — Die Symmetrie erscheint stets gestört durch die schräge Abstutzung des Vorderendes (siehe Fig. 1—5), welche bisher merkwürdigerweise nirgends verzeichnet wurde, die ich aber regelmäßig antraf. Auf ihrer Gegenwart, im Verein mit der Ausbuchtung der rechten und der entsprechenden Einbuchtung der linken Seite (s. Fig. 1—5), die schon von Stein und Cienkowsky[1], zum Theil auch von Claparède und Lachmann[2] richtig angegeben wurde, beruht eben die Asymmetrie der Körperumrisse. Es ist zwar wahrscheinlich, dass Schwankungen in dieser Hinsicht vorkommen; die Gestalt der Bursaria aber als stets »bilateral symmetrisch« zu bezeichnen, wie Brauer[3] gethan hat, ist sicherlich inkorrekt.

Weitere Verschiedenheiten auf den Abbildungen der bisherigen Beobachter sind jedoch sicherlich auf Variationen in den Bauverhältnissen zurückzuführen, so weit sie nicht, was allerdings z. Th. wahrscheinlich ist, auf nicht vollständig gleicher Orientirung der Thiere beruhen. Das kann z. B. sicher bei dem von Stein[4] als »Stirnfeld« bezeichneten Theile angenommen werden; denn es scheinen die von ihm gezeichneten Thiere im Vergleich zu meiner Orientirung etwas nach links gedreht zu sein, was auch aus anderen Gründen hervorzugehen scheint (siehe pag. 344, Anmerkung 2), und wie man sich leicht durch Drehung und Verschiebung der Thiere in Kanadabalsampräparaten überzeugen kann; hierbei ist jedoch nicht zu vergessen, dass dieser Theil, wie Stein[5] und Brauer[6] schon erwähnen, eine gewisse Beweglichkeit besitzt.

Eine wirkliche Variabilität muss jedoch für das Peristom angenommen werden; in wie weit dieselbe einer Erklärung fähig ist, soll später besprochen werden. Versuchen wir zunächst von dessen Bau eine Vorstellung zu gewinnen, und zwar so weit möglich, auf Grund seiner Entwicklung. Mit Recht ist zwar schon von verschiedenen Seiten[7] hervorgehoben worden, dass von einer »Entwicklung«

[1] Stein, l. c. pag. 301, Taf. XIII Fig. 1—2. — Cienkowsky, Über Cystenbildung bei Infusorien. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. VI. 1855. Taf. X Fig. 22 u. 25.

[2] Claparède und Lachmann, Études sur les Infusoires et les Rhizopodes. Vol. I. Pl. XIII Fig. 1.

[3] l. c. pag. 2.

[4] l. c. pag. 302.

[5] l. c. pag. 302.

[6] l. c. pag. 4.

[7] Bütschli, Über die Entstehung des Schwärmsprösslings der Podophrya

bei den Infusorien nicht die Rede sein kann, wenigstens im gewöhnlichen Sinne dieses Wortes. Ich glaube jedoch, dass das nur der Fall ist bei Gattungen, wo bei der Fortpflanzung oder nach dem Verlassen der Cyste eine Neubildung komplicirterer Organe nicht eintritt. Bei Formen jedoch, wo während der Theilung am mütterlichen Organismus z. B. ein komplicirtes Peristom neu entsteht, oder wo nach Aufgabe des encystirten Zustandes eine derartige Bildung neu angelegt werden muss, kann man vielleicht doch wohl von einer Entwicklungsgeschichte, wenn auch nur einzelner Theile, reden. In wie fern allerdings eine derartige »Ontogenie« zu Rückschlüssen auf phylogenetische Fragen berechtigt, ist eine Sache für sich; es ist aber kaum einzusehen, was dem im Wege stünde, namentlich, wenn durch den Vergleich derartiger Entwicklungsverhältnisse das Verständnis für die verwandtschaftlichen Beziehungen einer oder der anderen Form aufgeklärt würde; wenn wir vor Allem zu sehen im Stande wären — dass im ausgebildeten Zustande differente Formen von gleichen oder ähnlichen Verhältnissen aus ihren Ursprung nehmen. Es scheint, dass diese Art der Betrachtung bis jetzt noch nicht durchgeführt worden ist; das Material, das dazu vorliegt, ist allerdings auch scheinbar nicht sehr reichhaltig, und es muss wohl der Zukunft überlassen bleiben, mehr in dieser Richtung zu thun! Ich bin auf diese Betrachtungen eingegangen, in der Absicht zu untersuchen, ob es möglich wäre, auf die bisherigen Beobachtungen solcher Entwicklungszustände gestützt, sich eine hypothetische Vorstellung von der Entstehung des eigenthümlichen und komplicirten Peristoms der Bursaria zu machen.

Die einzigen hierüber vorhandenen Beobachtungen finden sich bei Brauer[1]. Danach wäre die Neubildung des Peristoms nach dem Verlassen der Cyste »in gleicher Weise, nur natürlich in umgekehrter Reihenfolge« verlaufend, wie die von ihm beschriebene »regressive Metamorphose«, nämlich die Rückbildung vor der Encystirung[2]. Bei dem letzteren Vorgang rückt das Peristom mehr in die Mitte, sein Verlauf wird gestreckter, sein Hohlraum

quadripartita. Jen. Zeitschr. f. Natur. Bd. X. 1876. — Gruber, Dimorpha mutans. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXXVII. — Weismann, Über Leben und Tod. Jena 1884. pag. 69 ff. — Maupas, Contribution à l'étude des Infusoires ciliés. Arch. de zool. expér. et gén. IIième Série. T. 1ier. 1883. pag. 581.

[1] l. c. pag. 29.

[2] l. c. pag. 24—25 und Fig. 6—7.

wird immer kleiner und flacher, um schließlich zu verschwinden, so dass das Peristom nicht mehr in die hintere Körperhälfte hineinreicht, sondern frei liegt[1]. Da nun die Neubildung nach der Encystirung gerade umgekehrt verläuft, so sehen wir, dass die Bildung des Peristoms von einem Stadium ausgeht, wie wir es mutatis mutandis nicht nur in ähnlicher Weise bei verwandten Formen dauernd finden, sondern wie es bei wieder anderen auch in Entwicklungsstadien auftritt. Das Peristom verläuft auf dem geschilderten Stadium vom Vorderende gerade gegen das Hinterende zu, und die adorale Membranellenzone ist am linken Rande gelegen; sein Bau ist also ganz ähnlich, wie z. B. bei Spirostomum, Climacostomum etc. Interessanter vielleicht noch ist der Vergleich mit Stentor. Zwar liegen meines Wissens über die Neubildung des Peristoms nach dem Verlassen der Cyste für Stentor keine Beobachtungen vor, wohl aber über die Neuentstehung desselben bei sich theilenden Individuen; diese geht bekanntlich in der Weise vor sich, dass sich ein gerades, direkt von vorn nach hinten verlaufendes Peristom anlegt, das erst allmählich und sekundär durch Krümmung und Einrollung die für das ausgebildete Thier charakteristische Gestaltung erlangt. Es wäre somit gezeigt, dass Stentor und Bursaria, Formen, die in ihrem normalen Zustande der äußeren Gestalt nach außerordentlich verschieden sind und die wegen anderer Eigenschaften schon lange als Verwandte zusammengestellt wurden, auch bezüglich ihrer äußeren Formverhältnisse sich auf einen ursprünglicheren Typus zurückführen lassen.

Das Peristom von Bursaria entstand also wahrscheinlich aus einem geraden, von vorn nach hinten verlaufenden, vollständig frei an der Oberfläche liegenden Peristom durch allmähliche Einsenkung und damit verbundene spiralige Einrollung der adoralen Zone, womit noch ein weiterer Process verbunden gewesen sein mag, der weiter unten geschildert werden soll (s. pag. 342) und der auf einem stärkeren Wachsthum gewisser Theile beruht.

Nach Kenntnisnahme dieser Entstehungsweise des Peristoms, bei der wesentlich war, dass die adorale Zone links lag, ist es nicht merkwürdig, wenn auch beim ausgebildeten Thiere die adorale Zone auf ihrer ganzen Länge mit ihrem linken Rande zugleich den linken Peristomrand bildet; auf der rechten Seite da-

[1] l. c. Fig. 7.

gegen, auf welcher, so lange das Peristom noch gerade verläuft, der Hohlraum der sich einsenkenden Peristomhöhle seine größte Tiefe zeigt, da sich diese Höhle ursprünglich nur in die rechte Hälfte des Thieres einsenkt — auf der rechten Seite bildet sich eben durch diesen Process eine besondere, den Hohlraum deckelartig überragende Platte, die Stein als »Stirnfeld« bezeichnet (siehe Fig. 1 *pp* auf Taf. XIX) und welche ich einfach »Peristomplatte« nennen[1] möchte. Auf der linken Seite kommt es niemals zur Bildung einer derartigen Platte, die deckelartig über die Höhlung des Peristoms vorspränge; denn, wie wir sahen, liegt die adorale Zone auch beim ausgebildeten Thiere, vor der Einsenkung des Peristoms in die Tiefe des Körpers, bis zum Peristomwinkel[2] (s. Fig. 1 *pw*) vollständig frei und offen am linken Rande des Peristoms. Zwar zeichnen sämmtliche frühere Beobachter eine, die vordere Partie der adoralen Zone überdeckende und zur Peristomplatte nahezu symmetrisch gestellte Platte: das ist jedoch sicherlich falsch und beruht nur auf einer Täuschung, die sowohl durch schiefe Betrachtung des Thieres (wenn dasselbe nicht genau dorsoventral orientirt, sondern seine rechte Seite etwas mehr dorsalwärts gedreht ist), wobei die fast dorsoventrale Richtung des vorderen Theiles der adoralen Zone (s. Fig. 7 und 19 *ps*) von großer Bedeutung ist, als auch durch einen am vorderen Ende hinter der adoralen Zone wirklich vorhandenen Hohlraum leicht hervorgerufen werden kann. Dieser Raum (s. Taf. XIX Fig. 1 *a* und 7 *a*), der, mit der Peristomhöhle direkt zusammenhängend, als Ausbuchtung derselben erscheint, liegt nun aber nicht zwischen der adoralen Zone und einer über diese vorspringenden Platte, sondern zwischen der adoralen Zone und der Dorsalwand des Thieres, er ist einfach nur eine Ausbuchtung der Peristomhöhle hinter der adoralen Zone (siehe Fig. 1 bis 5 *a*). Merkwürdigerweise ist das wirkliche Verhältnis dieser Aushöhlung zur Peristomhöhle bisher allen Beobachtern entgangen; nichtsdestoweniger ist sie am lebenden, wie am fixirten Thier, namentlich bei Betrachtung von verschiedenen Seiten

[1] Die Stein'sche Bezeichnung »Stirnfeld«, die auf Grund einer Gleichsetzung des fraglichen Theils mit dem »Stirnfeld« der Euplotinen und Oxytrichinen beruht, scheint bei der oben ausgeführten Entstehungsweise des Peristoms bei Bursaria nicht unberechtigt.

[2] S. Stein, l. c. pag. 302.

leicht zu untersuchen; und auch die Schnitte bestätigen ihr Vorhandensein.

Die Gestalt der Peristomhöhle ist ziemlich mannigfaltig; konstant jedoch erreicht sie auf der rechten Seite des Thieres ihre größte Tiefe und konstatirt ist, dass sie überhaupt von der linken Seite her schräg dorsalwärts und nach rechts sich einsenkt, was, wie wir gesehen haben, nicht unwesentlich ist. Dabei ist ihre Dorsalwand ventralwärts ausgebuchtet und bildet das, was BRAUER unnöthigerweise mit dem besonderen Namen »Peristomwulst« (s. Fig. 8 und 9) belegt. Die Mannigfaltigkeit des Verlaufs des Peristoms beruht nun hauptsächlich auf der Gestaltung seines hinteren Abschnittes: ich habe die wichtigsten Modifikationen desselben auf den Figuren 1—5 dargestellt; ich kann also unterlassen, dieselben noch weitläufig zu beschreiben. Die Abbildungen der früheren Beobachter stimmen zum Theil mit einer oder der anderen meiner Figuren überein, zum Theil bilden sie Ergänzungen zu meinen Beobachtungen, d. h. sind Stadien, die zwischen die von mir gefundenen hineingehören.

Es mag sein, dass einige dieser Stadien auf dem Vorhandensein verschiedener Entwicklungszustände beruhen, die ja, wie wir schon früher erwähnt haben, nach BRAUER's[1] Untersuchungen vorkommen. Andere aber können nur als höchst eigenthümliche Schwankungen aufgefasst werden. Im Laufe meiner Untersuchungen war mir eine Abbildung STEIN's[2] und die dazu gegebene Erklärung[3] als besonders merkwürdig aufgefallen und ich konnte mir nicht erklären, wie STEIN zur Darstellung einer derartigen Gestaltung des Peristoms gelangte. Meine Zweifel wurden jedoch gehoben, als ich selbst ein Thier fand, bei dem nicht nur der Beginn einer spiraligen Aufrollung des hinteren Peristomendes sich vorfand, wie das bei STEIN's Abbildung der Fall ist, sondern bei dem eine wirkliche Aufrollung vorhanden war (s. Fig. 5). Wie nun ein derartiges Verhältnis mit der gewöhnlichen, allerdings in verschiedener Weise (s. Fig. 1—4) verlaufenden Umbiegung der Peristomhöhle nach links und hinten in Zusammenhang zu bringen ist, kann ich nicht sagen. Beide Arten der Drehung auf ein Gesetz zurückzuführen, so dass sie nur schein-

[1] BRAUER, l. c. pag. 24—25, 29.
[2] l. c. Taf. XII Fig. 8.
[3] l. c. pag. 302.

bare Verschiedenheiten darstellten, wäre jedenfalls für die Auffassung der adoralen Zone als Spirale von Wichtigkeit[1].

Für die Erkenntnis der inneren Bauverhältnisse der Peristomhöhle bezeichnet die Arbeit BRAUER's entschieden einen Fortschritt. Indessen sind auch ihm noch nicht alle Punkte, und darunter solche von Bedeutung, klar geworden.

Dass die linke Hälfte der dorsalen Wand der Peristomhöhle desto stärker ventralwärts ausgebuchtet ist, je mehr sie sich der Mittelebene des Thieres nähert, hat er richtig erkannt und darauf seine Bezeichnung »Peristomwulst« gegründet. Seine Zeichnung desselben, im optischen Querschnitt durch die Mitte des Thieres[2] entspricht aber, namentlich bezüglich der Größen- und Lagerungsverhältnisse der einzelnen Theile unter einander, nicht ganz der Wirklichkeit; es dürften diese aus meinen nach wirklichen Querschnitten ausgeführten Zeichnungen (Fig. 7—9) vielleicht etwas besser ersichtlich sein. — BRAUER hat ferner richtig bemerkt, dass sich die queren Streifen der adoralen Zone bis zum linken Rande des Peristoms[3] fortsetzen, was den früheren Beobachtern entgangen war und worauf ich im II. Theile nochmals zurückkommen werde. Er hat ferner gesehen, dass das »dreieckige Feldchen«[4] (= Septalraum nach mir, s. Fig. 9 *SR*) STEIN's keine »abgesonderte Seitentasche des Schlundes« ist, sondern nur eine Partie der Peristomhöhle, welche durch einen Vorsprung der ventralen Peristomwand abgetrennt wird[5]. Der Name »löffelartige Vertiefung«[6], den er für diese Partie gebraucht, ist wenig bezeichnend; will man einen Namen haben, so möchte ich sie »Septalraum«

[1] Es bedarf nach diesen Erörterungen kaum noch des besonderen Hinweises, dass die Bemerkung BRAUER's (l. c. pag. 6), dass »stets die knieförmige Umbiegung zur rechten (!) Körperseite vorhanden«, falsch ist. Ich benutze diese Gelegenheit, um die eigenthümliche Begriffsverwirrung zwischen rechts und links, die bei BRAUER vorhanden ist, hervorzuheben. Obwohl er die Ventralseite von Bursaria wirklich auch als solche bezeichnet, belegt er gleichwohl entgegen allem gewöhnlichen Gebrauch, die rechte Seite des Thieres mit dem Ausdruck »linke Seite« und umgekehrt. Es ist natürlich in dem eben angeführten Citat die linke Körperseite gemeint!

[2] l. c. Fig. 2.

[3] l. c. pag. 9. Fig. 1 und 3. Mit gewohnter Hartnäckigkeit in der Verwirrung von rechts und links setzt BRAUER natürlich auch hier »rechte Wand«.

[4] l. c. pag. 303. Taf. XII Fig. 8 *t*, Taf. XIII Fig. 1 *t*.

[5] BRAUER, l. c. pag. 6.

[6] l. c. pag. 8.

nennen, nach dem von Brauer für den ventralen Vorsprung gebrauchten Namen »Septum«. Seine Vorstellungen von dem Septum (*S*, Fig. 1—6, 9, 16) selbst und über dessen Zusammenhang mit dem rechten Rande des ventralen Peristomausschnittes[1] sind jedoch nicht ganz richtig. Dieser Rand steigt allerdings in die Peristomhöhle hinab, aber gerade um das Septum zu bilden, und nicht außer und neben dem Septum, wie es Brauer darstellt[2]. Der linke (Brauer's rechter) Rand des Peristomausschnittes jedoch biegt, unter Bildung des Peristomwinkels nach vorn um (s. Fig. 1), um sich allmählich auf dem Anfangstheil des Septums zu verflachen und zu verlieren (s. Fig. 1). Das Septum ist ferner kein »schmaler Vorsprung«, wie Brauer sich ausdrückt, sondern eine dreikantig vorspringende (s. Fig. 9 *S*), weiter nach hinten sich mehr verflachende (s. Fig. 16), wulstförmige Erhöhung, die Wimpern trägt und dadurch abermals bezeugt, dass sie die direkte Fortsetzung des rechten Randes des Peristomausschnittes ist (s. Fig. 1 und 16). Demnach bildet also das Septum die rechtsseitige Begrenzung des Septalraumes, nicht aber ein besonderer, neben dem Septum herabsteigender wimpertragender Fortsatz des Randes der Peristomplatte.

Ich kenne bis jetzt bei keinem anderen Infusorium eine Bildung, welche dem Septum der Bursaria zu vergleichen wäre. Die Thatsache, dass dasselbe Cilien trägt, während das ganze übrige Peristom solche nicht besitzt, dass es ferner als direkte Fortsetzung des Randes der Peristomplatte erscheint, halte ich für höchst bemerkenswerth, zugleich aber für seine morphologische Bedeutung ausschlaggebend; so, wie ich dieselbe auffasse, ist es ferner sehr geeignet, die Bildung des Peristoms besonders zu erleuchten. Ich erwähnte schon oben (pag. 338), dass bei der Entstehung der Peristomhöhle ein doppelter Process thätig gewesen sein mag! — Wenn wir wieder auf das Ausgangsstadium des Peristoms, also auf ein frei liegendes, nicht vertieftes gerades Peristom zurückgehen[3], so können wir uns zunächst vorstellen, dass dasselbe — wir lassen jede Komplikation durch Krümmung oder Spiralumdrehung der Einfachheit halber unberücksichtigt — nach hinten weiter wuchs, und sich gleichzeitig von seinem linken Rande her in die rechte

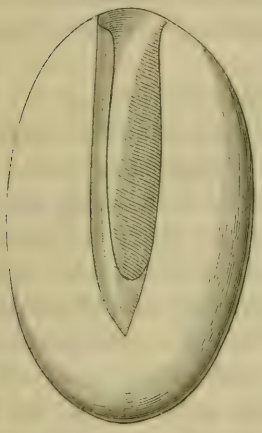
[1] D. h. nach Brauer mit dem »linken Rande«!

[2] l. c. pag. 8.

[3] Um sich die Bildung des Peristoms zu verständlichen, ist das Einfachste, man macht sich aus Wachs oder Ähnlichem ein Modell, an dem man sich den ganzen Entwicklungsgang plastisch darstellen kann.

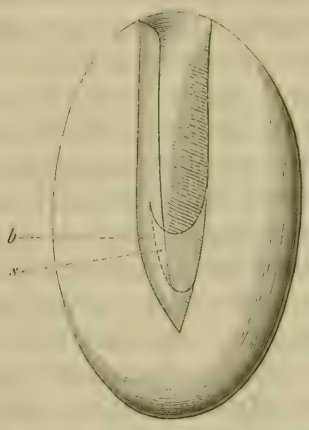
Hälfte des Körpers senkte (s. Fig. 1 im Text!). Charakteristisch ist nun für das Peristom, dass seine Flächen keine Cilien tragen; auf der rechten Seite stehen die letzten Cilien demnach gerade an der Kante, wo die Aushöhlung nach rechts beginnt. Da die Bildung der Peristomhöhle aber auf einer Einsenkung des cilienfreien Peristoms beruht, so können auf diesem Wege selbstredend keine Cilien in die Peristomhöhle gelangen. Es ist also nothwendig, zum Verständnis des cilientragenden Septums einen anderen Process anzunehmen, der mit der erstgeschilderten Einsenkung beinahe gleichzeitig verlief,

Fig. 1.



Schema zur Entstehung des Peristoms bei Bursaria; es hat sich erst die Peristomhöhle eingesenkt; der rechte Rand des Peristoms liegt noch auf seiner ganzen Länge frei. (Nach Figuren Brauer's [l. c.] schematisirt.)

Fig. 2.



Schema zur Entstehung des Peristoms bei Bursaria; die gestrichelte Linie (*b*) - - - - bezeichnet die Bahn, auf welcher der hintere Peristomrand nach vorn wuchs. *s* Septum.

nämlich folgenden: Indem gleichzeitig mit dem Wachsen der Peristomhöhle der hintere Rand des ursprünglichen Peristoms derart nach vorn fortwuchs, dass sich vom linken Peristomrande über den rechten Rand herüber gewissermaßen eine plattenförmige Brücke legte, musste ein Hohlraum entstehen, der an seinem hinteren Ende sowohl, wie längs seiner rechten Seite mit der Peristomhöhle zusammenhängt; die Grenze dieses Raumes, des »Septalraumes«, gegen die Peristomhöhle zu, die ja nur durch einen relativ schmalen Spalt mit ihm zusammenhängt, bildet natürlich der ursprüngliche rechte mit Cilien besetzte Peristomrand; denn das

Fortwachsen des hinteren Peristomrandes nach vorn fand nicht längs des rechten Randes statt, sondern in einer etwas mehr nach rechts gelegenen Linie (s. Fig. 2 im Text bei *b*), so dass dadurch der ursprünglich freie rechte Peristomrand in einen Hohlraum, beziehungsweise zwischen zwei Hohlräume, welche er trennt, zu liegen kam. Demnach ist also das »Septum«, welches Peristomhöhle und Septalraum trennt, nichts Anderes als der hinterste Theil des ursprünglichen rechten Peristomrandes, der nur durch einen besonderen Wachsthumsprocess ins Innere des Körpers eingeschlossen wurde. Seine Bewimperung ist danach natürlich leicht verständlich.

Ich glaube kaum, dass es möglich sein wird, die eigenthümliche Bildung des Septums einfacher und in engerem Zusammenhang mit allgemeinen Anschauungen über die Entstehung des Peristoms bei Bursaria sich vorzustellen!

Eine andere, jetzt noch zu besprechende Einrichtung der Peristomhöhle ist bisher allen Beobachtern gleich unverständlich geblieben, und hat eigentlich bei jedem eine andere Erklärung gefunden.

Stein hat bekanntlich einen auf der rechten Seite des Peristoms liegenden, oder wie er sich ausdrückte, »einen die Grenze der Peristomhöhle nach rechts bestimmenden Längskanal«[1] beschrieben, den er »mit seiner vorderen queren Erweiterung« als »Wassersekretionssystem«[2] in Anspruch nahm. Bütschli[3] behauptete dann, dass »dieser vermeintliche Längskanal nichts weiter sei, als der optische Durchschnitt der rechten und hinteren Seitenwand der Peristomhöhle« und stützte seine Behauptung darauf, »dass man auf den Stein'schen Figuren vergeblich nach einer Begrenzung der Peristomhöhle in der angegebenen Richtung suchen dürfte«. Brauer[4] schließlich beschreibt in der linken dorsalen Peristomwand eine rinnenartige Vertiefung, die »Peristomrinne«, welche »etwas unterhalb der Spitze (?) des Peristoms unter einem rechten Winkel nach der rechten Seite hinüber laufen und so einen horizontal liegenden Schenkel erhalten soll«. Im längsverlaufenden Theil der Rinne sollen sich ferner »isolirbare Muskelfasern« vorfinden.

Diese Beschreibungen sind sämmtlich unrichtig! Am nächsten kommt der Wahrheit eine Vermuthung Stein's[5], welche er jedoch,

---

[1] l. c. pag. 302.

[2] l. c. pag. 305. Taf. XII Fig. 8 und Taf. XIII Fig. 1—2: »*g* und *c*«.

[3] Bütschli, Studien etc. Taf. XI Erklärung zu Fig. 17.

[4] l. c. pag. 7.

[5] l. c. pag. 305.

von Vorurtheilen befangen, sofort selbst als unrichtig bezeichnete. Er sagt gelegentlich der Besprechung seines »Längskanals«: »Der Längskanal ist keine einfache Lacune, sondern er erscheint, wenn man das Mikroskop so einstellt, dass sein mittlerer horizontaler Durchschnitt zur Anschauung kommt, von lichten, wulstförmigen Rändern (Taf. XIII Fig. 1 *g*) begrenzt, die aus einer dichteren Substanz bestehen, als das übrige Innenparenchym, und die theils einander parallel verlaufen, theils durch längere oder kürzere spindelförmige Erweiterungen von einander getrennt sind. Diese Struktur und die innige Verbindung des Längskanals mit dem Peristom und Schlunde verleiteten mich eine Zeit lang zu der irrigen Annahme, dass der Längskanal ein Spalt im Peristom und Schlunde sei, durch welchen die größeren Nahrungsstoffe in das Innenparenchym befördert würden.« Diese »irrige Annahme« Stein's ist nun aber völlig richtig! Denn das Gebilde, das bisher so verschiedenerlei Deutungen erfahren hatte, ist eine wirkliche »Mundspalte«, deren Verlauf und Bau Stein eigentlich schon so genau beschrieben hat, dass ich kaum noch etwas hinzuzufügen habe. Man sieht nämlich an der tiefsten, d. h. am meisten dorsalwärts liegenden Stelle der dorsalen Peristomwand stets eine oder zwei, dicht neben einander hinziehende, stärker lichtbrechende Linien (s. Fig. 1 u. 6 *ms*). Gewöhnlich bemerkt man am Hinterende des Peristoms nur eine einzige, die weiter vorn dann in zwei, wie Stein richtig beschreibt, »theils einander parallel verlaufende, theils durch längere oder kürzere spindelförmige Erweiterungen von einander getrennte« Linien sich theilt und schließlich am Vorderende gewöhnlich abermals nur einfach erscheint. Es ist klar, dass das Erscheinen von einer oder von zwei Linien einfach nur von der Öffnung oder dem Verschluss der Mundspalte abhängig ist.

Wie erwähnt, befindet sich diese Mundspalte stets an der tiefsten Stelle des Peristoms, und ist danach ihre Lage etwas wechselnd. Am vorderen Theile tritt sie natürlich auch etwas weiter nach links hin auf: doch ist ihre Entfernung vom rechten Peristomrande bald größer, bald kleiner.

Dass die beiden Linien nun auf eine wirkliche Mundspalte zurückzuführen sind, ist keine bloße Vermuthung. Zwar hatte ich leider nie Gelegenheit, die Nahrungsaufnahme bei Bursaria zu beobachten[1], wodurch natürlich jeder Zweifel beseitigt würde; indes-

[1] Wie Eingangs schon erwähnt, lag es ursprünglich gar nicht in meiner

sen bestätigen Schnitte, vor Allem Querschnitte (siehe Fig. 7—9), die Behauptung vollständig und in genügender Weise. Denn gerade an der Stelle, wo der Berechnung nach die Mundspalte liegen muss, findet sich auf den Querschnitten immer eine eigenthümliche Einsenkung des durch seine besondere Struktur charakterisirten Ektoplasmas (s. Fig. 7—9 *ms*) und das gewöhnliche vacuoläre Endoplasma tritt hier zur Oberfläche, wie das ja bei einer Mundbildung bei Infusorien stets der Fall ist. Es wäre widersinnig, anzunehmen, dass an dieser Stelle immer eine zufällige Zerreißung des Ektoplasmas stattgefunden hätte! Außerdem aber zeigt das ganze Verhalten des Ektoplasma an dieser Stelle, insonderheit durch seine Einsenkung, dass an eine Zerreißung nicht gedacht werden kann, die als solche immer leicht genug zu erkennen ist.

Dass Stein in seinem Längskanal die Mundspalte wirklich gesehen und nur falsch gedeutet hat, braucht kaum besonders ausgeführt zu werden. Derselbe ist desshalb auch nicht »nur die einfache Begrenzung der Peristomhöhle nach rechts«, wie Bütschli[1] vermuthet hat, wenn gleich Stein diese Grenze nicht zeichnet. Letzteres kommt aber einfach nur daher, weil die rechte Peristomgrenze und der sog. Längskanal auf den Zeichnungen Stein's einander decken[2]. Bütschli hat die Mundspalte offenbar übersehen. Brauer beschrieb dagegen die Mundränder als »Muskelfasern«, die im Grunde seiner »Peristomrinne« eine räthselhafte Existenz führen sollten.

Was nun Brauer's Peristomrinne betrifft, welche also nicht vollständig dasselbe ist, wie Stein's Längskanal, so beruht dieselbe sicherlich auf einer Täuschung und diese mag vielleicht dadurch entstanden sein, dass der am meisten dorsal gelegene Theil der dorsalen Peristomwand sich ziemlich plötzlich nach der rechten Peristom-

---

Absicht, die äußeren Bauverhältnisse von Bursaria genauer zu untersuchen, ich konnte desshalb überhaupt manche Verhältnisse fast nur an konservirtem Material noch beobachten, als ich auf sie aufmerksam geworden war. Dieses muss jedoch als vollständig zuverlässig anerkannt werden. Denn ich hatte vorher schon Gelegenheit gehabt, zu konstatiren, dass die äußeren Gestaltungsverhältnisse, wie Protoplasmastrukturen, durch meine Methoden mit zuverlässiger Treue sich erhielten.

[1] l. c. Taf. XI. Erklärung zu Fig. 17.

[2] Es kommt das dadurch zu Stande, wie man sich leicht an Präparaten überzeugen kann, wenn die Thiere etwas nach links gedreht sind. Dass dies bei Stein der Fall ist, geht auch schon aus der Lage und Gestalt der Peristomplatte hervor (s. auch oben pag. 336).

grenze hin wendet, wodurch mitunter der Anschein einer Rinne entstehen kann, die jedoch nie so bestimmte Formen annimmt, wie Brauer ihr zuertheilt. Bezüglich der »vorderen queren Erweiterung des Längskanals« (Stein), beziehungsweise »des vorderen lateralen Schenkels der Peristomrinne« (Brauer) glaube ich, dass beide Forscher durch eine ähnliche Täuschung veranlasst wurden, die gerade an dieser Stelle sehr leicht möglich ist: denn erstens senkt sich am Vorderende die Dorsalwand dorsalwärts gleichfalls ziemlich plötzlich etwas ein (s. Fig. 24 *), und zweitens ist an dieser Stelle ein eigenthümlicher Körper eingelagert, das sogenannte »Querband« (s. pag. 361), das leicht zur Vorstellung einer Rinne beitragen kann. Auch hier ist also weder ein Kanal noch eine besondere deutliche Rinne aufzufinden; auch die Schnitte ergeben absolut nichts, was für die Anwesenheit eines derartigen Gebildes spräche. — Beide Beobachter hatten übrigens selbst die Empfindung, dass sie etwas sehr Unbestimmtes und Unsicheres beschrieben[1].

Die genaueren Verhältnisse des Peristoms, insbesondere auch die Strukturverhältnisse der adoralen Zone glaube ich besser nach Schilderung der übrigen Protoplasmastrukturen darstellen zu können und unterlasse es desshalb hier näher auf dieselben einzugehen.

Bevor ich jedoch den »allgemeinen Bau des Körpers« verlasse, möchte ich noch der kontraktilen Vacuole bei Bursaria truncatella mit einigen Worten gedenken, obgleich ich von eigenen Erfahrungen nicht reden kann. Stein hat bekanntlich seinen »Längskanal« und »dessen quere Erweiterung« als »Wassersekretionssystem«[2] aufgefasst. Schon Bütschli und Brauer haben geleugnet, dass ein derartiges System vorhanden sei und nach meinen Auseinandersetzungen kann kaum wohl noch ein Zweifel darüber aufkommen, dass das, was Stein dafür hielt, es nicht ist! Ich glaube jedoch, dass Brauer zu weit geht, wenn er die kontraktilen Vacuolen völlig leugnet, weil er sie beim ausgebildeten Thiere nicht gefunden hat[3]. Im Gegentheil, ich glaube sogar schließen zu dürfen, dass solche da sind. Schon Claparède und Lachmann[4] haben angegeben, dass mehrere

---

[1] S. Stein, l. c. pag. 305. — Brauer, l. c. pag. 7. — Beide Beobachter heben die schwache Begrenzung des fraglichen Gebildes, so wie seine wechselnde Gestalt und Flachheit hervor.

[2] l. c. pag. 305.

[3] l. c. pag. 5.

[4] l. c. pag. 253 Taf. XIII Fig. 1.

kontraktile Vacuolen durch das Protoplasma vertheilt wären: Stein stellte dies in Abrede und beschrieb die von ihm als »kleine mit Wasser erfüllten Blasenräume« bezeichneten Vacuolen, die er in Bursarien, welche er in reines Brunnenwasser gesetzt hatte, vorfand, als nicht kontraktil. Es scheint mir nicht unmöglich, dass er sich darin getäuscht hat, wie ihm das in ganz der gleichen Weise in einigen anderen Fällen begegnet ist[1]. Ich glaube das um so mehr, als auch Bütschli[2] angiebt (was allerdings Brauer entgangen zu sein scheint): »dass die kontraktilen Vacuolen namentlich bei konjugirten oder aus der Konjugation hervorgegangenen Thieren durch das gesammte Parenchym zerstreut seien«. Ferner aber wäre es gewiss sehr merkwürdig, wenn das ausgebildete Thier der kontraktilen Vacuolen entbehren sollte, während sie bei encystirten Thieren vorhanden sind; dass dies aber der Fall ist, beweisen die Angaben Cienkowski's[3] und auch Brauer's[4] selbst, der »bei einer Cyste zwei kontraktile Vacuolen fand«. — Leider kann ich bezüglich dieses Punktes nur Vermuthungen äußern. Vielleicht habe ich oder ein anderer Beobachter einmal Gelegenheit, diese Vermuthungen durch wirkliche Beobachtung zu bestätigen, woran ich nach den oben angeführten Thatsachen kaum zweifle!

II. Feinere Bauverhältnisse.

(Protoplasmastrukturen.)

Es ist schon aus früheren Schilderungen[5] bekannt, dass das Endoplasma von Bursaria truncatella an vacuolären Bildungen, die häufig nur durch feine Substanzbrücken von einander getrennt sind, äußerst reich ist und dadurch meist den Anschein eines Netz- oder Schwammwerkes darbietet. Besonders auf Schnitten ist diese Anordnung leicht zu übersehen (s. Fig. 7—9 u. a.). Die einzelnen Protoplasmabalken jedoch, welche das Schwammgewebe zusammensetzen, sind

[1] Stein hatte auch bei Opalina lumbrici (= Anoplophrya striata), Op. branchiarum (= Anopl. branchiarum) und Op. armata (= Hoplitophrya lumbrici) zahlreiche kleine Vacuolen abgebildet und beschrieben, ohne ihre Kontraktilität zu erkennen, die von Maupas jedoch als vorhanden konstatirt wird (l. c. pag. 632).

[2] l. c. Taf. XI. Erklärung zu Fig. 17.

[3] Cienkowski, Über Cystenbildung bei Infusorien. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. VI. pag. 304 und Taf. X Fig. 31.

[4] l. c. pag. 28.

[5] Stein, l. c. pag. 304. — Brauer, l. c. pag. 4.

nicht vollständig homogen, und erweisen sich bei stärkerer Vergrößerung sowohl am lebenden, wie geeignet konservirten und auch in Schnitte zerlegten Objekte als abermals aus einem feinen netzigen oder schwammigen Gefüge bestehend (s. Fig. 10). Es ist demnach hier ein ganz ähnlicher Bau vorhanden, wie z. B. bei Noctiluca miliaris, wo gleichfalls die größeren Protoplasmastränge eine feine Netzstruktur aufweisen[1] und das Protoplasma der Bursaria stellt sich dadurch überhaupt dem anderer Protozoen[2] und dem der Zellen der Metazoen direkt an die Seite, wo ja in den letzten Jahren in vielen Fällen und von vielen Beobachtern ähnliche Strukturen wahrgenommen wurden.

So wie nun im Körper der Metazoen die Bildung von gesonderten Organen stets auf eine Differenzirung der einzelnen Elemente, der Zellen, sich zurückführen lässt, so werden entsprechender Weise bei den Protozoen »Organe« durch besondere Differenzirungen des Protoplasmas, speciell meistens durch bestimmte Differenzirung seiner Struktur hervorgerufen. Auf einer solchen Sonderung beruht z. B. die Bildung einer ektoplasmatischen Schicht, wie sie von vielen Protozoen bekannt ist.

Gewöhnlich zeichnet sich bei einer Sonderung des Körpers in Ektoplasma und Endoplasma (Ektosark und Endosark) das erstere durch eine größere Dichtigkeit und Festigkeit aus, in Folge davon auch durch homogeneres Aussehen und meistens ferner durch das Freisein von Einschlüssen, wie sie im Endoplasma sich vorfinden. So ist es z. B. der Fall beim Ektoplasma der Rhizopoden[3] und Gregarinen[4], und auch bei Infusorien[5] finden sich ähnliche Bildungen.

Bei Bursaria truncatella ist ein derartiges Ektoplasma nicht vorhanden, dagegen findet sich hier eine andere eigenthümliche Differenzirung der Außenschicht, die schon vor Jahren von Bütschli beschrieben wurde, neuerdings aber von Brauer, der Bütschli's Angaben offenbar nicht kannte, abermals angezeigt, jedoch falsch gedeutet worden ist.

---

[1] Bütschli, Einige Bemerkungen über gewisse Organisationsverhältnisse der Cilioflagellaten und der Noctiluca. Morphol. Jahrb. Bd. X. 1885. pag. 565. — Bütschli, Protozoen (Bronn's Klassen und Ordnungen etc. Bd. I). pag. 1046.

[2] Bütschli, Kleine Beiträge zur Kenntnis einiger mariner Rhizopoden. Morphol. Jahrb. Bd. XI. — Leydig, Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. 1883. pag. 158. — Leydig, Zelle und Gewebe. 1885. pag. 20.

[3] Bütschli, Protozoen. pag. 99 und 270.

[4] Bütschli, Protozoen. pag. 511.

[5] S. z. B. Maupas, l. c. pag. 593 f. u. a.

Bütschli[1] hatte schon 1876 geschrieben:

»Höchst interessant ist auch der Bau der verhältnismäßig so dicken Ektoplasmaschicht unserer Thiere, indem dieselbe durchaus faserig differenzirt erscheint, und die Fasern senkrecht zur Oberfläche der Thiere stehen; in der That sind es jedoch, wie die genauere Betrachtung der Oberfläche des Thieres lehrt, nicht Fasern, die das Ektoplasma durchsetzen, sondern dasselbe besitzt einen wabenartigen Bau, die verdichteten Wände der Waben repräsentiren sich im optischen Querschnitt als Fasern«. — In vollständig richtiger Weise hatte Bütschli auch damals schon das Wesen der Erscheinung erkannt, indem er sie einfach als protoplasmatische Struktur deutete.

Im selben Jahre noch beschrieb nun Strasburger[2] an den Schwärmsporen von Vaucheria eine ähnliche Struktur. Später (1883) gab Maupas[3] für Condylostoma patens Müll. spec. und für Holosticha Lacazei Maup. gleichfalls ähnliche Verhältnisse an, die er jedoch eigentlich nur bei der zweiten Species richtig verstanden zu haben scheint[4]. Leydig schrieb 1883: »Eine Gruppirung kurzer Streifen zu einer Zona radiata tritt andeutungsweise bei manchen Arten (von Protozoen natürlich) ebenfalls hervor«[5], leider gab er jedoch keine genaueren Angaben über die Species oder auch nur über die Quellen, aus denen er seine Thatsachen entlieh. Auch bei Mastigophoren wurden derartige Strukturen beobachtet: unter den Flagellaten bei Pseudospora durch Bütschli[6], unter den Dino-

[1] Bütschli, Studien etc. Taf. XI. Erklärung zu Fig. 17.

[2] Strasburger, Studien über das Protoplasma. Jen. Zeitschr. f. Naturw. X. Band 1876.

[3] Maupas, l. c. pag. 522, 557, 589.

[4] Die von Maupas bei Styloplotes (l. c. pag. 589) beschriebene Struktur wage ich nicht hierher zu stellen; hier sollen die »Stäbchen« in eine homogene und hyaline »Grundsubstanz« eingebettet sein; eine solche ist jedoch bei Bursaria etc. nicht vorhanden; bei Styloplotes mag demnach wirklich eine cuticulare Differenzirung vorliegen, was aber bei Bursaria offenbar nicht der Fall ist; ich halte es desshalb auch für ungerechtfertigt, die Bildung bei Holosticha, die der von Bursaria vollkommen gleicht, und Ähnliches unter dem Abschnitt »Tégument« zu behandeln. — Wie sich die von Maupas für Cryptochilum elegans (l. c. pag. 449) und Glaucoma pyriformis geschilderten Verhältnisse zu denen bei Bursaria verhalten, ist mir aus der an dieser Stelle nicht gerade sehr klaren Darstellung Maupas' nicht ersichtlich geworden.

[5] Anatomie und Histologie der Thiere. pag. 159.

[6] Protozoen. pag. 672.

flagellaten bei Gymnodinium Archimedis[1] und Gymnodinium crassum[2] durch Pouchet.

Nach diesen Beobachtungen hätte Brauer eigentlich kaum mehr auf den Gedanken kommen dürfen, die radiäre Struktur bei Bursaria truncatella als »sogenannte Trichocystenschicht«[3] aufzufassen. Da er außerdem die Thiere mit Reagentien behandelt hat, welche echte Trichocysten meistens zum Ausschnellen bringen, so hätte ihm auch auffallen müssen, dass von einem derartigen Vorgang bei Bursaria niemals auch nur die geringste Spur zu bemerken ist. Es ist außerdem auch schon ohne sehr starke Vergrößerungen festzustellen, dass die radiäre Strichelung nicht einer »Einlagerung von stabförmigen, scheinbar soliden Körpern in eine homogene Grundsubstanz« ihren Ursprung verdankt, sondern dass einfach radiär gerichtete Protoplasmatheile zwischen dem vacuolären Endoplasma und der äußeren Begrenzungsmembran ausgespannt sind. Eine homogene Grundsubstanz ferner ist absolut nicht vorhanden, sondern die Zwischenräume zwischen den einzelnen Protoplasmabälkchen sind nichts weiter, als eben in bestimmter Weise geordnete vacuoläre Bildungen, wie das auch für Holosticha Lacazei schon Maupas[4] angegeben hat, und durch die sich auch Pouchet[5] bei Gymnodinium Archimedis das Zustandekommen der Struktur erklärt. Schnitte, auf denen die Radiärstruktur in geeigneter Weise getroffen wird, zeigen auf das deutlichste, dass von einer besonderen Grundsubstanz zwischen den deutlich und stark gefärbten Protoplasmabälkchen absolut keine Spur vorhanden ist (s. Fig. 10)[6].

Brauer steht mit seiner Auffassung allerdings nicht allein da; Maupas spricht zwar z. B. bei Condylostoma patens nicht von Trichocysten, er hebt sogar ausdrücklich hervor, dass die von ihm be-

[1] Bütschli, Protozoen. pag. 964.

[2] Pouchet, Nouvelle contribution à l'histoire des Peridiniens marins. Journ. de l'anat. et de la physiol. T. XXI. 1885. — S. auch Bütschli, Protozoen. pag. 965.

[3] Brauer, l. c. pag. 4.

[4] l. c. pag. 557.

[5] Bütschli, Protozoen. pag. 964.

[6] Aus diesem Grunde glaube ich eben die Struktur bei Styloplotes nicht hierher rechnen zu können, wo Maupas von einer festen Zwischensubstanz spricht (l. c. pag. 589; vgl. auch oben pag. 350 Anm. 4). — Desgl. auch Haptophrya gigantea l. c. pag. 587, wo nach der Beschreibung von Maupas Ähnliches der Fall zu sein scheint.

obachteten Gebilde keine Trichocysten sind: nichtsdestoweniger jedoch beschreibt er »stärker lichtbrechende Körperchen«, über deren Zusammenhang er jedoch eben so wenig zu sagen weiß, als ihm, wie er selbst gesteht, ihre Bedeutung klar ist[1]. Leider hatte ich Condylostoma nicht zur Verfügung und konnte mich desshalb auch nicht aus eigener Anschauung über die ektoplasmatischen Strukturen dieses Infusoriums orientiren. Herr Professor Bütschli jedoch, der vor einigen Jahren Condylostoma zu untersuchen Gelegenheit hatte, hat mir in liebenswürdiger Weise seine Beobachtungen mitgetheilt und auch die in Fig. 26 — 28 wiedergegebenen Zeichnungen zur Erläuterung angefertigt. Nach seinen Untersuchungen beruhte die Erscheinung der radiären Struktur bei Condylostoma ganz auf denselben Verhältnissen wie bei Bursaria.

Dagegen hatte ich Gelegenheit, an Urocentrum Turbo mich zu überzeugen, dass die von Géza Entz[2] hier gleichfalls als Trichocysten beschriebenen Körper wiederum weiter nichts sind als der Ausdruck derselben protoplasmatischen Struktur; Bütschli hat erst vor Kurzem schon auf diesen von Entz begangenen Irrthum hingewiesen[3]. Ich habe außerdem bei Epistylis flavicans das Vorhandensein der Struktur deutlich gesehen und glaube sie auch bei verschiedenen Stentorarten, allerdings in noch feineren und kleineren Verhältnissen als bei Epistylis konstatiren zu können (s. auch später pag. 354)[4].

Schon Brauer[5] vermuthete, »dass die Querschnitte der Stäbchen den Körnchen, welche die oben erwähnten (Längs-) Streifen zeigen, entsprächen«. Dies ist nun in der That der Fall. Ob nun die radiäre Strichelung der Außenschicht bei Bursaria auf eine wirklich wabige Struktur oder auf einzelne Fäden zurückzuführen ist,

[1] l. c. pag. 522, 523.

[2] Beiträge zur Kenntnis der Infusorien. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 38. pag. 181.

[3] Bütschli, Kleine Beiträge zur Kenntnis einiger mariner Rhizopoden. Morphol. Jahrb. Bd. XI. pag. 90.

[4] Ich glaube ferner entschieden, dass die Trichocysten, welche Gruber bei Tillina magna beschreibt (»Neue Infusorien«, Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 33. pag. 456), nichts Anderes sind als dieselbe Struktur wie bei Bursaria. Dafür spricht schon die Angabe, »dass man meist eine scharfe Linie zwischen Rindenparenchym und Körperparenchym unterscheiden könne«, so wie auch das ganze Aussehen der Schicht auf den Zeichnungen und die Thatsache, dass von einem Ausschnellen der Trichocysten nirgends die Rede ist.

[5] l. c. pag. 4.

konnte ich nicht mit absoluter Sicherheit entscheiden. Zwar sieht man leicht bei Betrachtung des lebenden Thieres von der Oberfläche, dass unterhalb der äußersten Oberfläche ein sehr regelmäßiges protoplasmatisches Netzwerk zum Vorschein kommt (siehe Fig. 11), und auf Tangentialschnitten, wo gerade nur die äußerste Schicht entfernt ist, ist dieses Netz, das aus regelmäßigen Sechsecken mit abgerundeten Ecken besteht, noch viel deutlicher (s. Fig. 12). Auf diesen Schnitten bemerkt man nun ferner besonders dunkle Pünktchen, die mir mit ziemlicher Sicherheit stets in den Ecken der Sechsecke zu liegen scheinen, und die offenbar den am lebenden Thiere und an ganzen aufgehellten Exemplaren sichtbaren, zwischen den Längsstreifen auftretenden Körnchen entsprechen. Ob sie nun aber nur einfach die Querschnitte radiärer Fasern oder die verdickten Kanten von Waben[1] sind, weiß ich nicht zu entscheiden.

Was das Wesen der geschilderten Struktur betrifft, so darf sie ohne Zweifel als eine »ektoplasmatische Differenzirung«, als eine besondere Außenschicht des Protoplasmas bezeichnet werden, wie das Bütschli gethan hat[2] und ist das jedenfalls richtiger als sie eine besondere Struktur des einer Zellmembran gleichgesetzten[3] »tégument« zu nennen, wie für Condylostoma und Holosticha Lacazei von Maupas[4] angegeben wird. Nur muss man sich, glaube ich, hüten, bei Annahme dieses Namens einer »ektoplastischen Struktur«, auch sofort eine Homologie mit dem Ektoplasma anderer Infusorien, und zwar solcher, wo es als dichtere Schicht auftritt, ohne Weiteres für berechtigt zu halten. Es lässt sich allerdings bei dem bis jetzt in dieser Richtung vorliegenden außerordentlich geringen Materiale noch wenig Bestimmtes sagen. Da aber die von Bütschli[5] ausgesprochene Vermuthung, dass die geschilderte ektoplasmatische Struktur »bei den Ciliaten eine sehr weite Verbreitung besitze«, nach meinen Beobachtungen sehr berechtigt erscheint, so ist es jedenfalls angebracht, nicht zu schnell zu urtheilen. Es scheint mir zur Zeit besser, die

[1] Bütschli, Studien etc. Taf. XI. Erkl. zu Fig. 17. — Kleine Beiträge zur Kenntn. einiger mariner Rhizop. Morphol. Jahrb. Bd. XI. pag. 90.

[2] Studien etc. Taf. XI. Erkl. zu Fig. 17. — Kleine Beiträge zur Kenntnis einiger marin. Rhizopoden. Morphol. Jahrb. Bd. XI. pag. 90.

[3] Maupas, l. c. pag. 576 und 586.

[4] l. c. pag. 589.

[5] Kleine Beiträge zur Kenntnis einig. marin. Rhizopoden. Morphol. Jahrb. Bd. XI. pag. 90.

beiderlei Ektoplasmastrukturen aus einander zu halten, weil ich beobachtet zu haben glaube, dass beide zugleich vorkommen können. Ich habe oben schon erwähnt, dass ich bei verschiedenen Stentorarten die radiäre Ektoplasmastruktur, allerdings in sehr feinen Verhältnissen, glaube nachgewiesen zu haben (s. oben pag. 352). Unter dieser Schicht (s. Fig. 25) nun, die sich bei schwächerer Vergrößerung und oberflächlicherer Betrachtung als eine Reihe feiner Körnchen darstellt, befindet sich ein homogenes, festes und dichtes Ektoplasma, das sich namentlich am Hinterende lang ausgestreckter Thiere von dem beweglichen Endoplasma deutlich abhebt und auch keinerlei Einschlüsse besitzt[1] (siehe Fig. 25). Das gleiche Resultat hat sich nach den Beobachtungen an Condylostoma patens, die mir Herr Prof. Bütschli mittheilte, für diese Form ergeben. Denn hier befindet sich unmittelbar unter der Radiärstruktur eine, namentlich am Hinterende ziemlich dicke Schicht von der Natur eines dichteren, eigenthümlich verworren feinfaserigen Ektoplasmas (siehe Fig. 26 und 27).

Sehr wichtig für die Entscheidung des Verhältnisses der zweierlei ektoplasmatischen Strukturen wäre jedenfalls auch die Feststellung ihrer funktionellen Bedeutung; indessen lässt sich darüber nur in Vermuthungen reden, die aber so wenig durch wirkliche Thatsachen vertheidigt werden können, dass es fast am gerathensten wäre, darüber zu schweigen. Bezüglich der Radiärstruktur glaubte ich zuerst einen Zusammenhang mit den Cilien nicht nur annehmen zu dürfen, sondern zum Theil auch festgestellt zu haben. Auch Strasburger[2] hatte schon für die Schwärmsporen von Vaucheria sessilis angegeben, dass »jedes Stäbchen einer Cilie zur Stütze diene«. Die Beobachtungen von Maupas an Cryptochilum elegans[3], Glaucoma pyriformis[4], besonders auch an Haptophrya gigantea[5] schienen meine Annahme noch mehr zu bestätigen, um so mehr, als auch für Metazoen von mehreren Beobachtern ähnliche Verhältnisse an Flimmer-

[1] Da diese Schicht unzweifelhaft als Ektoplasma oder Rindenparenchym aufgefasst werden muss, so ist die Behauptung Stein's (l. c. pag. 230), das Chlorophyll des Stentor polymorphus läge im Rindenparenchym, unzweifelhaft falsch. Man kann sich sowohl am lebenden Thiere, besonders aber auch auf Schnitten davon überzeugen, dass das Chlorophyll nur im Endoplasma, und zwar auch in dessen inneren Partieen gelegen ist!

[2] l. c. pag. 397.

[3] l. c. pag. 449.

[4] l. c. pag. 462.

[5] l. c. pag. 587.

zellen[1] beschrieben wurden. Die Unsicherheit der Angaben von MAUPAS jedoch[2], so wie der Zweifel, den neuerdings dann wieder LEYDIG[3] über die Richtigkeit der ENGELMANN'schen Beobachtungen an Flimmerzellen erhob, mahnten zur Vorsicht, die sehr berechtigt war! Denn ich gelangte nun nach wiederholter, möglichst genauer Prüfung und Überlegung zu dem entgegengesetzten Resultat, dass sich nämlich eine Beziehung der radiären Struktur zu den Cilien nicht nachweisen lässt. Zunächst konnte ich auch bei sorgfältigster Beobachtung des optischen Querschnittes, der immer sehr leicht zu Täuschungen Anlass giebt, mit Sicherheit einen Zusammenhang der Cilien mit den radiären Strukturen niemals verfolgen. Dann aber sprach die Lage der Körnchen (die doch die optischen Querschnitte, beziehungsweise die Ansatzstellen der radiären »Stäbchen« sind) zwischen den Längsstreifen gegen eine derartige Beziehung; denn wie bei fast allen besonders daraufhin untersuchten Infusorien[4] stehen auch bei Bursaria die Cilien stets auf den feinen homogenen Längsstreifen der Oberfläche. Die Beobachtung jedoch, dass die Radiärstruktur auch im ganzen Peristom, das ja mit Ausnahme des Septums frei von Cilien ist, überall auftritt, und ferner der Nachweis derselben Struktur bei Flagellaten[5] und Dinoflagellaten[6], wo von einer Beziehung zu Cilien natürlich keine Rede sein kann, brachten mich zu der Ansicht, dass wenigstens für Bursaria, und demgemäß auch wohl für die anderen Ciliaten, eine funktionelle Beziehung zwischen Radiärstruktur und Cilien nicht angenommen werden darf. Es mag vielleicht als Bestätigung dieser Ansicht dienen, dass MAUPAS, der über derartige Beziehungen der Strukturen bei Condylostoma und Holosticha Lacazei überhaupt nichts angiebt, auch auf seinen betreffenden Zeichnungen keine solchen ausdrückt. — Wenn ich mich besonders bei der Widerlegung dieser Vermuthung aufgehalten habe, so geschah dies desshalb, um nachzuweisen, dass wenigstens in die-

[1] S. ENGELMANN, Zur Anatomie und Physiologie der Flimmerzellen. Archiv f. d. gesammte Physiologie, herausg. v. PFLÜGER. XXIII. Bd. 1880. pag. 509.

[2] S. oben pag. 350 Anm. 4 und pag. 351 Anm. 6.

[3] Untersuch. zur Anat. u. Histol. der Thiere. pag. 59.

[4] S. namentlich bei MAUPAS, l. c.

[5] Pseudospora (BÜTSCHLI), s. oben pag. 350.

[6] Gymnodinium (POUCHET); s. oben pag. 351.

sem Punkte die Strukturen bei Bursaria, Vaucheria und Flimmerzellen, die theilweise mit einander verglichen[1] wurden, nicht übereinstimmen.

Die Angabe, dass diese Strukturen »zum Schutze der darüberliegenden Cuticula dienten«, wie sie von Brauer gemacht wurde[2], ist gleichfalls völlig werthlos. Am meisten berechtigt wäre vielleicht noch eine Vergleichung mit Strukturen, wie sie bei Drüsenzellen beobachtet wurden und die auf einer Flüssigkeitsbewegung in bestimmter Richtung beruhen[3]; derartige Bewegungen aber finden bei einer Wasseraufnahme in den Körper von außen jedenfalls statt. Es scheint das außerordentlich vacuoläre und wasserreiche Endoplasma von Bursaria für eine Aufnahme bedeutender Wassermengen zu sprechen, so dass die besondere Entwicklung der Struktur bei Bursaria gerade durch den Bau des Endoplasmas verständlich würde.

Die Oberfläche von Bursaria truncatella besitzt, wie schon erwähnt, eine feine Längsstreifung, die schon lange bekannt ist. Sie verläuft vom Hinterende, das häufig etwas unsymmetrisch nach links gewendet ist, schwach spiralig nach rechts gedreht um den Körper, mit anscheinend überall gleichen Abständen; danach sind also die früheren, z. Th. unbedeutend, z. Th. bedeutender abweichenden Angaben zu berichtigen[4]. Wie schon Brauer[5] erwähnt, sind auf den Streifen die Cilien aufgereiht, in gleicher Weise, wie bei den meisten Infusorien.

Gleichfalls schon mehrfach angeführt wurde, dass das Peristom mit Ausnahme des Septums keine Cilien besitzt. Dennoch besitzt es eine Streifung, die auf den verschiedenen Flächen in stets bestimmten Richtungen verläuft. Brauer hat diese Streifen zum Theil schon richtig erkannt; die Abweichungen meiner Beobachtungen von den seinigen können aus den Figuren (siehe Fig. 6)

[1] Bütschli, Kleine Beiträge zur Kenntnis einiger mariner Rhizopoden. pag. 90. — Engelmann, Zur Anat. u. Phys. d. Flimmerzellen. pag. 506.

[2] Brauer, l. c. pag. 4.

[3] S. namentlich Leydig, Untersuch. z. Anat. u. Histol. der Thiere. 1883. pag. 46.

[4] Wie Brauer zu dem auf Fig. 1 bei ihm gezeichneten und l. c. pag. 3 beschriebenen Verlauf der Streifen gelangte, ist mir unfasslich. Ich kann mir übrigens kaum denken, dass er einen solchen wirklich gesehen habe!

[5] l. c. pag. 3.

leicht ersehen werden. Die quere Streifung des Septalraumes ist ihm verborgen geblieben[1].

Eigenthümlich ist bei allen diesen Streifungen des Peristoms die Verbindung der einzelnen Streifen durch quere Protoplasmabälkchen (Fig. 13 und 15). Dieselben scheinen jedoch in der Tiefe zu liegen, würden also wohl dem unter der äußeren Körperoberfläche liegenden regelmäßigen Protoplasmanetz entsprechen; die Streifen selbst scheinen außerdem sich in die Tiefe einsenkende, etwa lamellenartige Bildungen zu sein, so dass sich die ganze Struktur auf einen »wabigen Bau des Ektoplasmas« wohl ziemlich leicht zurückführen ließe.

Dasselbe Verhältnis, nur noch deutlicher, scheint mir bei den »Querstreifen« des »Peristombandes« vorhanden zu sein. — Sie sind von Brauer ihrem Verlauf nach annähernd richtig erkannt worden: vor Allem hat er ihre etwas schwächere Fortsetzung bis zum linken Peristomrande in zutreffender Weise beschrieben (s. Fig. 1 u. 6): dagegen ist von einem Übertritt derselben auf die ventrale Wand des Septalraumes keine Rede (s. unten Anm. 1).

Dagegen hat er ihre Bedeutung völlig verkannt, indem er sie als »Muskelfasern« bezeichnet[2]. Zwar erkennt er selbst an, dass die Thatsache[3], »dass keine Kontraktion an ihnen gesehen ist«, ihrer Deutung als Muskelfasern im Wege stehen könnte. Aber die Unmöglichkeit, einzusehen, »wozu sie dienen sollen«, und »ihre Übereinstimmung im Bau, Aussehen und in der Anordnung mit den Muskelelementen, welche wir bei Stentoren, Spirostomeen und den Vorticellinen kennen«[4], überwinden alle Bedenken.

An der Stelle, wo die Querstreifen schwächer werden, sollen sodann »sehr lange kräftige Wimpern vorhanden sein, welche an ihrer Spitze in mehrere feine gespalten sind, so dass wahrscheinlich

[1] Die bei Brauer auf Fig. 1 und 4 (bei *m*) angegebene Strichelung, die auf einem Übertreten der Peristomstreifen beruhen soll, ist entweder auf eine schwache Andeutung der eben erwähnten Streifung, noch wahrscheinlicher aber auf den optischen Durchschnitt der radiären Struktur zurückzuführen, die natürlich auch hier vorhanden ist, wie überall im Peristom (s. oben pag. 355 und speciell Fig. 1).

[2] l. c. pag. 10.

[3] l. c. pag. 22.

[4] l. c. pag. 10. — Die »Kenntnis« dieser »Muskelelemente« scheint mir durch Brauer's diesbezügliche Untersuchungen noch nicht erschöpft zu sein!

eine Wimper einem Wimperbüschel gleich komme«[1]. Es ist eigentlich wohl nur der Unkenntnis der Arbeiten von Sterki[2], van Rees[3] und Maupas[4] zuzuschreiben, dass Brauer nicht gleichfalls durch das »ähnliche Aussehen« des Peristoms hypotricher und heterotricher Infusorien zur Erkenntnis des richtigen Thatbestandes gelangt ist, nämlich, dass das Peristom von Bursaria truncatella wie das vieler anderer Infusorien keine Wimpern, sondern »Membranellen« besitzt; und zwar um so mehr als schon Sterki[5] mit Recht vermuthet hatte, dass auch »bei Bursaria dasselbe Verhalten herrsche«, wie bei den Oxytrichinen, Euplotinen, Aspidiscinen, Halterien und Stentoren, wo er überall das Vorkommen von Membranellen beschrieb. Es ist nun allerdings das Peristom von Bursaria nicht gerade eines der leichtesten Objekte; indessen gelingt es bei einiger Geduld schließlich nicht so sehr schwer, an einem zerfließenden Thiere, wo sowohl die Bewegungen des Körpers wie der Membranellen schwächer werden, deren Vorhandensein festzustellen; und besonders an geeignet konservirten Individuen macht dies keine unüberwindlichen Schwierigkeiten. Man bemerkt dann, dass die Membranellen ungefähr rechteckige Plättchen sind (siehe Fig. 22 und 24), die sich längs der Peristomstreifen bis zum Beginne von deren schwächerer Fortsetzung zum linken Peristomrande inseriren. Wie bei anderen Formen haben auch bei Bursaria die Membranellen die Tendenz, sich am freien Rande zu zerfasern. Bei Fixirung mit Chrom-Osmium-Essigsäure schien das nur ziemlich wenig der Fall zu sein. Sehr deutlich dagegen wurde dieses Verhältnis bei Behandlung mit Sodalösung (10 %). Dann war auch die schon von Sterki[6] beobachtete feine Streifung sehr schön zu bemerken und, was sehr merkwürdig ist, die Membranelle schien sich stellenweise in zwei Lamellen gespalten zu haben, so dass der Bau, beziehentlich vielleicht auch die Entstehung der Membranellen, nicht so ganz einfach ist.

Wenn man bei einem mit Sodalösung behandelten Individuum

[1] l. c. pag. 10.

[2] Sterki, Beiträge zur Morphologie der Oxytrichinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 31. 1878.

[3] Van Rees, Zur Kenntnis der Bewimperung der hypotrichen Infusorien etc. Amsterdam 1881.

[4] Maupas, l. c.

[5] l. c. pag. 44 f. — S. auch schon: Allman, 1853 (!), Report british Associat. Advancem. of sc. 23. Meet. 1853. pag. 65—66.

[6] l. c. Taf. IV Fig. 1.

das Mikroskop zunächst auf einen Peristomstreifen einstellt, so bemerkt man jederseits an dessen Rande eine Reihe feiner Pünktchen (s. Fig. 22 *ps*). Bei höherer Einstellung erhält man einen optischen Durchschnitt der Membranelle, der aber nicht einfach, sondern meist aus zwei mehr oder minder genäherten Linien zusammengesetzt ist, von denen jede feine Pünktchen aufweist (siehe Fig. 22). Bei hoher Einstellung schließlich bekommt man den zerfaserten Rand der Membranelle zu Gesicht. — Es ist wohl nicht unberechtigt, die feinen Pünktchen als die Querschnitte der oben geschilderten feinen Streifen und diese selbst vielleicht als die ursprünglichen Elemente der Membranellen aufzufassen. Die daraus sich ergebende Zusammensetzung der Membranellen von Bursaria aus je zwei Cilienreihen wäre höchst eigenthümlich. Weitere Beobachtungen an anderen Formen wären in Hinsicht auf diese Verhältnisse demnach wohl erwünscht!

Mit dem Nachweise der Membranellen im Peristom von Bursaria ist denn auch die Bedeutung von dessen Querstreifen nicht mehr unklar; sie sind eben nichts weiter als die Ansatzstellen der Membranellen und dürften wohl, wie das Engelmann[1] für die Oxytrichinen und Euplotinen schon früher gethan hat, vielleicht nicht mit Unrecht den »Basalsäumen gewöhnlicher Flimmerzellen« verglichen werden.

Wie die übrigen Streifen des Peristominnern sind auch die »Querstreifen« der adoralen Zone lamellenartig in die Tiefe steigende Bildungen von ziemlicher Dicke, wie auf geeignet geführten Schnitten deutlich zu erkennen ist (s. Fig. 21). — Es ist dann ferner, namentlich auf Tangentialschnitten (s. Fig. 14), die Verbindung dieser Streifen in der Tiefe vermittels querer Protoplasmabälkchen leicht zu konstatiren, so dass diese Struktur wohl gleichfalls (wie die der übrigen Peristomoberfläche) nur als besondere Modifikation der gewöhnlichen Ektoplasmastruktur aufgefasst werden muss.

Schon Brauer hat richtig wahrgenommen, dass die feineren, nicht membranellentragenden Theile der vorderen queren Peristomstreifen sich gegen die linke Ecke des Peristomwinkels zu einander nähern (s. Fig. 1). Ob eine Vereinigung hier stattfinde, konnte er nicht unterscheiden[2].

[1] l. c. pag. 506.

[2] l. c. pag. 9.

Eine solche ist nun thatsächlich vorhanden und zwar kommt sie zu Stande mit Hilfe des »Peristombandes«, einer Bildung, die bisher vollständig übersehen wurde und höchst eigenthümlicher, interessanter Natur ist.

Zwar zeichnet schon Stein[1] und eben so auch Brauer[2] eine homogene, bei Stein offenbar als stark lichtbrechend charakterisirte, den Peristomausschnitt wenigstens einseitig umschließende Zone, die auf einer Figur Stein's[3] auch einen über der rechten Wand des Septalraumes sich zuspitzenden Fortsatz nach hinten abgiebt. Nirgends aber, weder bei Stein, noch bei Brauer wird dieses Gebildes im Texte gedacht; sie haben es offenbar überhaupt für keine gesonderte Bildung gehalten. Es ist dies jedoch nach meinen Beobachtungen ganz sicher, und ein Vergleich mit meinen Zeichnungen wird bestätigen, dass sie nichts Anderes sahen, als das von mir der Einfachheit halber als »Peristomband« bezeichnete Organ, dessen Natur ihnen unklar geblieben war.

Dieses »Peristomband« nun (Fig. 1 und 6 *pb*) ist ein bandförmiges Gebilde, das, am Peristomwinkel seine größte Breite erreichend, nach vorn sich beiderseits zuspitzend um den Peristomausschnitt herumzieht. Es ist in die Ventralwandung eingelagert und sein Verhältnis zum Protoplasma wird später noch erörtert werden. — Über der rechten Seite der Ventralwand des Septalraumes giebt das Peristomband einen nach hinten sich zuspitzenden Fortsatz ab (s. Fig. 1 u. 6 *hf*), was, wie erwähnt, schon Stein, allerdings so zu sagen unbewusster Weise angiebt[4], und wodurch das ganze »Organ« gewissermaßen die Gestalt einer Gabel mit kurzem Stiel und langen Ästen (Schenkeln) erhält. Letztere verlieren sich an ihrem Vorderende allmählich ohne deutliche Begrenzung; und ihr Verhalten in der Vorderregion ist nur noch auf Schnitten genauer zu erkennen (siehe später!). Der linke Schenkel erscheint überdies bei Betrachtung von der Ventralseite schmäler als der rechte und seine Begrenzungslinie nach rechts scheint mit dem linken Peristomrande identisch zu sein. An dem hinter dem Peristomwinkel gelegenen queren Stück ist meist eine in der Richtung des Bandes verlaufende Streifung zu beobachten, welche sich nament-

[1] l. c. Taf. XII Fig. 8, Taf. XIII Fig. 1.
[2] l. c. Fig. 1 und 4.
[3] l. c. Taf. XIII Fig. 1.
[4] S. Anm. 3.

lich auch auf den rechten Schenkel fortsetzt. Das ganze »Band« ist von homogenem Aussehen, wodurch es sich vom übrigen Protoplasma abhebt und ist an gut präparirten (Chrom-Osmium-Essigsäure; Bräunung mit Osmiumsäure!) und aufgehellten (Kanadabalsam) Individuen am besten zu studiren.

Eine ähnliche bandförmige Bildung von gleich homogenem Aussehen verläuft fast unmittelbar am Vorderrande des Thieres in der dorsalen Peristomwand (s. Fig. 1 *qb*) und zwar befindet sich sein hinterer Rand etwa an der Stelle, wo der vordere Rand des »Querkanals« (Stein), beziehungsweise des »queren Schenkels der Peristomrinne« (Brauer) angegeben wird; und es mag wohl die Gegenwart dieses »Querbandes«, das sich nach den Seiten zu allmählich zu verlieren scheint, mit die Veranlassung zur Annahme der soeben erwähnten Gebilde gewesen sein, wie schon oben (pag. 347) ausgesprochen wurde[1].

Das sind zunächst die Thatsachen, welche sich über Peristomband und Querband bei der Betrachtung ganz präparirter Thiere ergeben. Eine wesentliche Aufklärung über ihre Bedeutung wird uns dagegen erst auf Schnitten zu Theil. Als erstes lässt sich hier die Gestalt des Querschnittes der fraglichen Gebilde feststellen, der größtentheils, wenigstens an den lateralen, das Peristom umfassenden Schenkeln, etwa eiförmig ist (s. Fig. 7, 8, 17 und 18 *pb*), an dem hinteren Fortsatz (Stiel) jedoch lamellenartig wird (Fig. 16 *hf*). Außerdem wird erst hier klar, dass beide Bänder in direktem Zusammenhang mit dem Protoplasma, speciell wieder mit einzelnen Differenzirungen desselben stehen, also auch selbst nichts Anderes als besondere Modifikationen des Protoplasmas darstellen, und dass sie schließlich unter einander im Zusammenhang stehen.

Auf den Schnitten erscheint ihre Substanz gleichfalls homogen und stark tingirbar. Eigenthümlich ist dabei, dass im Peristomband häufig rundliche, schwächer tingirbare vacuolenartige Körperchen eingelagert sind, deren Wesen und Bedeutung mir jedoch bis jetzt unverständlich geblieben ist (s. Fig. 17). Die stumpfe ventrale)

[1] Dass Stein und Brauer das »Querband« selbst als Querkanal etc. beschrieben haben, ist höchst unwahrscheinlich. Zur Täuschung trug dasselbe in so fern bei, als es durch seine Dichtigkeit und homogene Beschaffenheit das ventralwärts von ihm gelegene Protoplasma gegenüber dem hinter demselben liegenden Protoplasma dichter erscheinen ließ, wodurch der Anschein einer Rinne, der bei der Aushöhlung der Peristomhöhle in dieser Richtung ohnehin hervorgerufen werden kann, bedeutend vermehrt wird!

Seite des ungefähr ei- oder auch birnförmigen Querschnittes zeigt stets gegen das umgebende Protoplasma eine scharfe, membranartige Grenze von stärkerer Lichtbrechung und Tinktionsfähigkeit, die feine noch stärker lichtbrechende Körnchen enthält. Diese sind offenbar nichts Anderes als die Querschnitte der oben erwähnten Fasern oder Streifen (siehe pag. 360). — Die abgestumpfte Seite ist immer im Endoplasma gelegen, die spitze gegen das Ektoplasma gewendet, beziehungsweise zur Oberfläche, aber immer nur an die innere Peristomoberfläche, tretend; das ganze »Band« liegt demnach in der dorsalen Hälfte der ventralen Peristomwand. Gegen diese Dorsalseite zu verliert der rechte wie der linke Schenkel die membranöse Begrenzung und geht unmerklich in das Protoplasma über. Bei ersterem ist meistens eine Abspaltung einzelner Äste zu bemerken, die als solche bis zur Oberfläche treten, häufig aber auch direkt in die ektoplasmatische Radiärstruktur übergehen (s. Fig. 17, 18). Der linke Schenkel tritt mit einem kleinen Theile stets zur Oberfläche und verbindet sich direkt mit den Streifen der adoralen Zone, die dadurch (namentlich auf Tangentialschnitten) wie Abzweigungen desselben erscheinen (s. Fig. 7, 8, 14, 19).

Eine ganz ähnliche Verbindung geht der nach hinten gerichtete Fortsatz des Peristombandes mit der Querstreifung der Ventralwand des Septalraumes ein, was sowohl auf Quer- wie Tangentialschnitten leicht zu erkennen ist (s. Fig. 15, 16).

Die vorderen Enden der »Schenkel« des Peristombandes verbinden sich, wie schon erwähnt, mit dem »Querband«. Dieses selbst ist seiner Substanz nach (in der allerdings die hellen vacuolenähnlichen Körperchen fehlen), wie nach seinem sonstigen Verhalten jedenfalls dem Peristomband direkt an die Seite zu stellen. Gleich diesem liegt es nicht direkt an der Oberfläche, sondern unterhalb des Ektoplasmas, dessen radiäre Protoplasmatheile direkt von ihm aus ihren Ursprung nehmen (s. Fig. 19); dieses ist ventralwärts der Fall: dorsalwärts dagegen verbindet es sich durch ziemlich regelmäßig angeordnete Fäden mit dem Endoplasma. Auf der linken Seite steht es in Zusammenhang mit Peristomstreifen (s. Fig. 19 *qb*), vielleicht auch außerdem in einer weiteren unmittelbaren Verbindung mit dem linken Aste des Peristombandes vermittelst etwas unregelmäßiger Protoplasmazüge von besonderer Dichtigkeit. Letzteres Verhältnis ist sicher aber auf der rechten Seite vorhanden (s. Fig. 20); doch sind mir diese Punkte nicht in vollständig befriedigender Weise klar geworden.

Morphologisch betrachtet stellen Peristomband wie Querband wohl nichts Anderes dar als besonders verdichtete und eingesenkte Ektoplasmapartien, wie mir namentlich aus ihrem Zusammenhang mit den Streifensystemen des Peristoms hervorzugehen scheint und stehen sie, meines Wissens, in ihrer Erscheinung einzig da, ohne dass bis jetzt bei anderen Infusorien Ähnliches nachgewiesen wäre.

Bezüglich ihrer Funktion ist nichts Sicheres anzugeben; doch ist in diesem Falle vielleicht die Vermuthung gerechtfertigt, dass sie eine Art elastischer oder kontraktiler Stütze des Peristomrandes vorstellen; ob die in ihnen bemerkten Fasern oder Fibrillen kontraktiler Natur sind, ist zweifelhaft; wenn dies der Fall wäre, so würde durch sie wohl die Bewegung der Peristomplatte vermittelt werden (vgl. pag. 336).

Zum Schluss möchte ich die Gelegenheit ergreifen, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Bütschli, so wie auch Herrn Dr. Blochmann, welche beide seit Beginn meiner Studien stets in liebenswürdiger und bereitwilliger Weise mit Rath und That mich unterstützten, auch an dieser Stelle meinen innigsten Dank auszusprechen!

Heidelberg, Juli 1886.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIX und XX.

Sämmtliche Figuren, mit Ausnahme von Fig. 25—28 sind von Bursaria truncatella Müll. — Fig. 26—28 sind von Prof. Bütschli gezeichnet.

Fig. 1. Ganzes Thier von der Ventralseite. Kern und Inhaltskörper sind der Übersichtlichkeit wegen weggelassen, dessgl. die Streifungen der inneren Theile.

Fig. 2—5. Umrisse von verschiedenen Variationen in der äußeren Gestaltung und in der Form der Peristomhöhle.

Fig. 6. Hinterer Abschnitt der Peristomhöhle (vom Peristomausschnitt an rückwärts), von innen, d. h. von der Dorsalseite aus gesehen. Die ventralwärts liegenden Streifungen schwächer, die dorsalen stärker gezeichnet. — Seibert, Homogene Imm. 1/12 Oc. I.

Fig. 7—9. Querschnitte, sämmtlich nach Hämatoxylin-Osmiumsäurepräparaten. Obj. V. Oc. I. Vergr. 305.

Fig. 7. Querschnitt durch den vorderen Theil (s. Fig. 1 bei *).

Fig. 8. Querschnitt, weiter nach hinten (s. Fig. 1 bei **).
Fig. 9. Querschnitt, direkt unterhalb des Peristomausschnittes (s. Fig. 1 bei †).
Fig. 10. Aus einem Querschnitt. — Hom. Imm. Oc. I. Zeigt die netzförmige Struktur des Endoplasmas und die Radiärstruktur des Ektoplasmas.
Fig. 11. Ektoplasma, von oben betrachtet. — Hom. Imm. Oc. I.
Fig. 12. Netz des Ektoplasmas, aus einem tangential zum Ektoplasma geführten Schnitte. — Hom. Imm. Oc. I.
Fig. 13. Streifung der Innenseite der Peristomhöhle, nach einem tangential dazu geführten Schnitte. — Hom. Imm. Oc. I.
Fig. 14. Aus einem frontalen Längsschnitt durch das Thier. Das Peristom und ein Stück des »Peristombandes«, etwa tangential getroffen. — Hom. Imm. Oc. I.
Fig. 15. Aus einem ähnlichen Schnitt wie Fig. 14. Stück hinter dem Peristomausschnitt, mit dem hinteren Fortsatz des Peristombandes und dessen Übergang in die Streifung der ventralen Wand des »Septalraumes«. — Hom. Imm. Oc. I.
Fig. 16. Aus einem Querschnitt. — Zeigt dasselbe wie Fig. 15, nur im Querschnitt. — Hom. Imm. Oc. I.
Fig. 17. Querschnitt durch das Peristomband (rechte Seite).
Fig. 18. Wie Fig. 17, doch von einer anderen Stelle.
Fig. 19. Verschiedene Stücke aus Querschnitten, um das »Querband« zu zeigen.
Fig. 20. Frontaler Längsschnitt (s. Fig. 24 bei *) mit den Kommunikationen zwischen dem Peristomband und dem Querband.
Fig. 21. Querschnitt durch das Peristom.
Fig. 22. Membranelle mit Peristomstreifen, nach Behandlung mit Sodalösung.
Fig. 23. Membranelle, am zerfließenden Thier beobachtet.
Fig. 24. Sagittaler Längsschnitt durch das Thier.
Fig. 25. Stentor polymorphus, Hinterende eines ausgestreckten Thieres im optischen Durchschnitt.

Fig. 26 — 28. Condylostoma patens (beobachtet und gezeichnet i. J. 1883 von O. Bütschli).

Fig. 26. Zwei Körperstreifen in Flächenansicht; in dem mit *e* bezeichneten ist die äußere Ektoplasmaschicht mit ihren etwas unregelmäßigen Körnchenreihen, welche durch Plasmafäden netzig verbunden sind, dargestellt. Auch scheinen diese Fäden die Verbindung mit den Körnchen der benachbarten Streifen herzustellen. Dieser Streifen wird zu beiden Seiten begrenzt durch die beiden Reihen kleiner Hügelchen, welche die Cilien tragen, jedes Hügelchen eine Cilie (rechts gezeichnet). Streifen *e'* zeigt bei etwas tieferer Einstellung die tiefe Ektoplasmaschicht in Flächenansicht mit ihrem verworren faserig-netzigen Bau. Am Hinterende ist diese tiefe Ektoplasmaschicht viel dicker wie am übrigen Körper. Auf der Grenze zu dem benachbarten Streifen bemerkt man unter der Cilienreihe eine etwas dunklere Fibrille (*f*) mit feinen körnchenartigen Verdickungen, von welchen sich je ein feines Fädchen zu erheben scheint; das sich vielleicht zu der Cilie begiebt.
Fig. 27. Optischer Längsschnitt durch einen kleinen Theil der Oberfläche. *e* die äußere Ektoplasmaschicht mit den oberflächlich gelagerten Körnchen, von welchen nach innen, senkrecht zur Oberfläche, feine Fädchen ausgehen, welche auch hier zu beweisen scheinen, dass der

PII
SR
ms
pb
ht
PII
SR
ps

netzige Bau der Flächenansicht eigentlich als Wabenwerk zu deuten ist. *e'* die tiefe Ektoplasmaschicht mit ihrer eigenthümlichen Struktur. *en* das grobwabige Entoplasma mit einigen Exkretkörnchen (*ek*).

Fig. 28. Optischer Querschnitt durch drei Körperstreifen. Zeigt deutlich die Anordnung der Cilien zwischen den Körperstreifen und die äußere Ektoplasmaschicht (*e*) im Querschnitt.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen:

a Ausbuchtung der Peristomhöhle am Vorderende,
e Ektoplasma,
en Ektoplasmanetz,
hf hinterer Fortsatz des Peristombandes,
ks Körperstreifen,
m Membranellen,
ms Mundspalte,
n Nucleus,
nv Nahrungsvacuole,
p Peristom,
pb Peristomband,
PH Peristomhöhle,
pp Peristomplatte,
ps Peristomstreifen,
pw Peristomwinkel,
qb Querband,
qs Querstreifen des Septalraumes,
s Septum,
SR Septalraum.

---

v Ventralseite,
d Dorsalseite,
r rechts,
l links.

Die Abdominalporen der Salmoniden nebst Bemerkungen über die Geschlechtsorgane der Fische.

Von

Prof. Max Weber
in Amsterdam.

Mit Tafel XXI und 2 Figuren im Text.

Wiederholt wurden in den letzten Jahren die Pori abdominales der Vertebraten, insbesondere die der Fische, untersucht. Eine Reihe von Mittheilungen von Balfour, Bridge, Turner, Huxley, Ayers, Gegenbaur folgten einander. Dennoch kommt Gegenbaur, der sich zuletzt über den Gegenstand ausließ, zu dem Schlusse, dass über diese Gebilde bis jetzt noch keinerlei Licht verbreitet worden sei, welches sie uns in morphologischer oder physiologischer Hinsicht klar mache.

Meiner Meinung nach rührt dies z. Th. daher, dass man immer wieder von Neuem Dinge als Abdominalporen mit einander verglichen hat, die nichts gemein haben.

Um diesem Fehler ab ovo zu entgehen, gilt es in erster Linie einig darüber zu werden, was man Porus abdominalis zu nennen hat; in welchem Falle man diesen Namen einer Öffnung geben darf, die die Bauchhöhle mit der Außenwelt verbindet.

Man wird einwenden Jedermann wisse das; aus der Litteratur erhellt aber das Gegentheil.

Gesetzt den Fall, man wolle sich über das Vorkommen und das Verhalten der sogenannten Abdominalporen der Salmoniden z. B. unterrichten und nähme zu dem Zwecke die neueste Litteratur zur Hand, so wird man bei Ausübung einiger Kritik bald in eine heillose Verwirrung gerathen.

So wird man bei AYERS[1] von Salmo fario, rechts und links kurz hinter dem Anus einen Porus abdominalis abgebildet finden und aus dem Texte erfahren, dass »wie bekannt« hierdurch die Geschlechtsprodukte entleert werden.

Im Anschluss an diesen Artikel heißt es bei GEGENBAUR[2], dass »bei Lachsen und Aalen die Geschlechtsprodukte ins Coelom entleert und durch die Pori abdominales ausgeführt werden«. Ich lege Nachdruck auf den Plural, der gesperrt gedruckt ist; denn im weiteren Verlaufe seiner Mittheilung nimmt GEGENBAUR Bezug auf eine frühere Abhandlung RATHKE's und eine solche von HUXLEY, wo den Salmonen, speciell Osmerus, nur ein Porus abdominalis zuerkannt wird, wie GEGENBAUR[3] selbst dies früher auch that. Dieser einzige Porus liegt natürlich median, zwischen Anus und Porus urethralis, während oben, nach den Untersuchungen von AYERS, von paarigen Poren die Rede war.

Nun sagt BRIDGE[4] aber, der wenige Jahre vorher speciell über Abdominalporen schrieb, dass sie bei Salmo salar, »are somewhat asymmetrically disposed; the left pore, which is small, is situated at the side of the anus, while that on the right side is very large, and lies rather behind the anus«.

Zieht man endlich, durch diese drei verschiedenen Meinungen in Verwirrung gebracht, auf Anrathen von AYERS, WIEDERSHEIM[5] zu Rathe und vergleicht daneben z. B. das Lehrbuch von CLAUS, so heißt es bei Ersterem, dass die Salmoniden sich ähnlich wie die Ganoiden verhalten, d. h. dass die Abdominalporen als paarige Poren hinter dem Anus und vor der Urogenitalöffnung liegen, während man bei CLAUS[6] nur von einem hinter dem Anus liegenden Genitalporus liest. Nimmt man andere Schriften zur Hand, man erhält keine bessere Einsicht.

Woher kann nun solche Verwirrung entstehen anlässlich Fischen, die doch Jedem zur Verfügung stehen? Die Antwort hierauf erhält man, wenn man auf die ersten Schriften, die solcher Poren Erwähnung thun, zurückgeht.

Gleichzeitig kommt man hierbei zur Einsicht, dass die ältesten

---

[1] AYERS, Morphol. Jahrb. Bd. X. pag. 344.

[2] GEGENBAUR, Morphol. Jahrb. Bd. X. pag. 462.

[3] GEGENBAUR, Grundriss der vergl. Anat. 1878. pag. 89.

[4] BRIDGE, Journ. of anat. and physiol. XIV. pag. 89.

[5] WIEDERSHEIM, Lehrb. der vergl. Anat. 1883. pag. 683 und 2. Auflage 1886 pag. 669.

[6] CLAUS, Grundzüge der Zoologie 1882.

Schriftsteller auf dem richtigen Wege zur Erkenntnis waren, dass aber ihre Errungenschaft allmählich verloren ging und hauptsächlich nur Missverständnisse übrig blieben.

Es verlohnt sich wohl der Mühe kurz dieser Geschichte der Irrungen nachzugehen.

Bevor ich dies thue sei es gestattet darauf zu weisen, dass ich auf die Thatsachen, die Anleitung zur folgenden Abhandlung wurden, zunächst bei Coregonus oxyrhynchus stieß, als es mir darum zu thun war, ältere Angaben von Rathke und neuere von Huxley über Salmoniden nachzuuntersuchen.

Weiterhin dehnte ich meine Untersuchungen über zahlreiche andere Salmoniden aus. Einzelne seltenere konnte ich in Bergen untersuchen, woselbst ich mich der Hilfe der Direktion des dortigen Museums erfreuen durfte; ganz besonders gebührt mein Dank dem Herrn Direktor Dr. Danielssen und dem Konservator des Museums Herrn Nansen.

Folgende Fische konnte ich untersuchen: Argentina silus, Argentina hebridica, Salmo salar, Salmo fario, Salmo trutta, Salmo quinnat, Salmo fontinalis, Coregonus oxyrhynchus, Coregonus lavaretus, Osmerus eperlanus, Mallotus villosus.

Die Mehrzahl der genannten Fische lag frisch vor, nur einzelne in Alkohol. Die Untersuchungsweise war eine kombinirte. Vielfach genügte einfache Inspektion der Analgegend; war es schwieriger sich über das Vorkommen von Abdominalporen zu vergewissern, so wurde vorsichtig Luft in die Bauchhöhle eingeblasen, während der Fisch unter Wasser gehalten wurde. Zuweilen injicirte ich auch gefärbte Flüssigkeit in die Bauchhöhle. Durchaus verpönt war es Poren mit Sonden oder Borsten zu suchen, da man hiermit gar zu leicht künstliche Poren in die dünne Hautdecke macht, die in der Analgegend die Bauchhöhle von der Außenwelt scheidet.

Zuweilen war die Anfertigung von Schnittserien der einzige Weg, um zu einem Resultat zu gelangen; übrigens wurde diese Methode auch wiederholt zu Hilfe genommen, um Befunde, die auf andere Weise erhalten waren, zu kontrolliren. Auf die allererste Bildung der Pori abdominales habe ich mich nicht eingelassen.

Geschichtlicher Überblick.

So weit ich ersehe entdeckte C. G. Carus[1] im Jahre 1818 den Bau der Ovarien bei der Forelle und erkannte das Fehlen von Eileitern. Er sah, dass die Eier in Folge dessen frei in die Bauchhöhle fallen und »ausgeleert werden durch Öffnungen der Bauchhöhle neben dem After, welche diesen Fischen (und zwar auch den männlichen Individuen) so gut als den Rochen zukommen, nur dass sie hier äußerlich zu einer Hauptmündung zusammentreten«. Er nennt weiterhin diese Öffnungen der Bauchhöhle: »Gebäröffnungen«.

Nimmt man nun zur Verdeutlichung dieser kurzen Angaben die vergleichend anatomischen Tafeln von Carus und Otto[2] in die Hand, auf denen Carus selbst mit besonderer Ausführlichkeit die Geschlechtsorgane der Salmoniden behandelt, so stößt man auf wiederholte Widersprüche. Auf Tab. V bildet Carus nämlich drei Präparate von männlichen Exemplaren des Salmo fario ab. Fig. II und III zeigt deutlich jederseits vom Anus einen spaltförmigen Porus, von dem es im Texte heißt: »Aperturae parvae laterales, in hisce piscibus masculis a nullo observatore antea descriptae«. Die Spermaria lässt er durch einen »Ductus excretorius« auf einer Urogenitalpapille zusammen mit den Ureteren ausmünden. Ausdrücklich sagt er von dieser Papille, dass sie sich nicht in die Bauchhöhle öffne. Diese scheinbar überflüssige Beifügung ist die Folge von Widersprüchen in seiner Darlegung. Auf Fig. I nämlich bildet er im Gegensatz zu Fig. II und III die Spermarien ab, diesmal aber ohne Ausführungsgang: von einer Papilla urogenitalis spricht er gleichfalls nicht mehr, wohl aber von einem Orificium sexuale, das jetzt in die Bauchhöhle führen soll.

Diesen Widerspruch weiß ich nur dadurch zu erklären, dass Carus am letzteren Präparat von einem jungen Thiere, wo in der That die Vasa deferentia sehr schwierig in der Mesenterialfalte, die das Spermarium trägt, zu sehen sind, eine der oben beschriebenen Aperturae parvae laterales für den Genitalporus gehalten hat, den eigentlichen Genitalporus aber nicht erkannte.

Auf Tabula IV bildet er den Geschlechtsapparat des Weibchen

---

[1] C. G. Carus, Lehrbuch d. Zootomie. Leipzig 1818. pag. 637.

[2] C. G. Carus et Otto, Tab. anatom. comparativ. illustrantes. Pars V. 1840.

ab. Er findet hinter dem Anus den Porus genitalis, der zusammen mit der Ausmündung der Ureteren auf einer Papille liegt und in die Bauchhöhle führt. Der Porus urethralis ist selbständig und geschieden vom Porus genitalis.

Seitlich neben dem Anus gelegene Poren fand Carus beim Weibchen nicht. Ohne Zweifel kommt ihm aber die Entdeckung des Baues der Ovarien bei Salmoniden und des Vorkommens von Abdominalporen beim Männchen zu. Er erkannte aber weder ihre Eigenart noch auch ihre Tragweite und gerieth selbst schon gleich in Widersprüche.

Dies mag die Ursache gewesen sein, dass seine Entdeckung fast gänzlich in Vergessenheit gerieth, oder ganz unrichtig aufgefasst wurde.

Nur noch bei Wagner[1], und zwar in beiden Auflagen seines Lehrbuches, findet sich zunächst die Angabe, dass »bei Plagiostomen, beim Stör und bei den Salmo-Arten zu beiden Seiten des Afters ein Paar Öffnungen liegen, welche in die Höhle des Bauchfells führen und dem Wasser Zutritt zur Bauchhöhle und den daselbst befindlichen Eingeweiden gestatten«. Ausführlicheres fehlt hier, auf pag. 288 (2. Auflage) heißt es aber, dass bei Salmo, Cobitis taenia, Stör und den Cyclostomen die Eileiter fehlen; »die Eier fallen in die Bauchhöhle und gelangen durch eine zwischen After und Harnöffnung liegende einfache oder doppelte Spalte, seltener sogar durch eine Öffnung in dem Harnleiter, nach außen«. Es folgen dann weitere Angaben über die Störe.

Ob Wagner wirklich eine richtige Einsicht hatte in den eigentlichen Sachverhalt bei Salmoniden, wird in hohem Maße zweifelhaft, da die von ihm gleichzeitig genannten Fische: Cobitis taenia, Stör und Cyclostomen auch bezüglich der Einrichtung der Analgegend gar nichts mit den Salmoniden gemein haben.

Auch bei Cuvier und Valenciennes[2] heißt es noch ganz allgemein dass »les raies, les squales, les esturgeons, les lamproies, les saumons, ont aux côtés de l'anus deux trous qui pénètrent dans la cavité abdominale, en sorte que la lame intérieure du péritoine se continue avec l'épiderme et appartient à l'ordre des membranes muqueuses«.

---

[1] R. Wagner, Lehrb. d. vergl. Anatomie. Leipzig 1834—35. pag. 121 und 363 und Lehrbuch d. Anat. der Wirbelthiere. 1843. pag. 269.

[2] Cuvier et Valenciennes, Hist. nat. des poissons. Vol. I. pag. 369.

In den Abschnitten, in denen Valenciennes weiterhin über die Salmoniden handelt, wird zwar noch stets auf die Thatsache hingewiesen, dass die Ovarien ohne Oviduct sind und dass die Eier frei in die Bauchhöhle fallen: in welcher Weise sie aber die Bauchhöhle verlassen, wird nicht erwähnt.

In den Leçons d'anatomie comparée wird noch einmal auf obige Angabe Bezug genommen, indem den Salmoniden abermals »deux issues de chaque côté de l'anus« zuerkannt werden, wodurch die Entleerung der Eier geschieht[1]. Dagegen wird im VIII. Bande (pag. 88) nur noch von zwei »conduits péritonéaux« gesprochen, die als Oviducte funktioniren, sehr kurz sind, im hintersten Theile der Bauchhöhle liegen, auf einer Papille hinter dem Anus ausmünden und somit grenzen an die Urogenitalöffnung. Man wird auch diese Darstellung nicht sehr deutlich nennen können und fragen: haben nun eigentlich die beiden conduits péritonéaux eine gemeinschaftliche Öffnung? Wenn durch diese Peritonealgänge die Eier entleert werden, was ist dann die Bedeutuug des dahinter liegenden orifice genito-urinaire? Auf diese Fragen erhält man keine Antwort.

Waren diese von verschiedenen Autoren herrührenden Angaben theilweise unvollständig, theilweise nicht frei von Widersprüchen, so wird in der späteren Litteratur die Verwirrung stets größer. Hierbei geriethen die von Carus bei der männlichen Forelle entdeckten Abdominalporen, die eine direkte Verbindung der Bauchhöhle mit der Außenwelt vermitteln, während daneben ein Porus genitalis vorhanden ist, ganz in Vergessenheit.

Es verlohnt sich wohl der Mühe den Sachverhalt geschichtlich zu verfolgen, an der Hand bekannterer Werke.

Schon gleich bei Johannes Müller[2] wird bei Charakterisirung seiner Familie der Salmones das Verhalten der Eierstöcke und das Fehlen von Ausführungsgängen, dem zufolge die Eier in die Bauchhöhle fallen müssen, als ein wichtiger Charakter angegeben und festgestellt, dass die Eier aus der Bauchhöhle durch eine Bauchöffnung hinter dem Anus abgeführt werden. Anderer in die Bauchhöhle führender Öffnungen geschieht aber nicht Erwähnung.

Diese Bauchöffnung wird nun durch Hyrtl[3] einfach geleugnet.

---

[1] Cuvier, Leçons d'anatomie comparée. 2e édition. T. IV. 2e partie pag. 652.

[2] J. Müller, Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden. Berlin 1846. pag. 70.

[3] Hyrtl, Sitzungsber. der Wiener Akademie. 1852. pag. 180.

Er sagt: »Die in mehreren Handbüchern der vergleichenden Anatomie verbreitete Angabe, dass auch die Salmoniden einen einfachen hinter dem After mündenden Porus abdominalis besitzen, ist nicht richtig. Der Porus abdominalis der Salmoniden ist ein wahrer unpaarer Geschlechtsweg, der sich in wirkliche Tuben spaltet. Er ist mit keinem Flimmerepithel ausgekleidet.« Da HYRTL übrigens mit Pori abdominales sehr gut bekannt war und sie bei einzelnen Fischen entdeckte, war seine Meinung von so viel Einfluss, dass auch STANNIUS[1] sich ihr anschloss, wenn auch etwas zurückhaltend. Jedenfalls aber kannte STANNIUS die eigentlichen Pori abdominales neben dem After der Salmoniden nicht, sie werden wenigstens in keiner der beiden Auflagen seines Lehrbuches genannt.

Zeitlich käme alsdann in Anmerkung das Handbuch der Zoologie von VAN DER HOEVEN, wo es heißt[2], »dass das Bauchfell der Plagiostomen und einiger Knochenfische zwei nach außen führende Öffnungen neben dem Anus (Pori abdominales) hat, wodurch bei den letztgenannten Eier und Sperma ausgeleert werden«.

Genau derselben Ansicht begegnet man bei BERGMANN und LEUCKART[3], denen zufolge die Abdominalporen der Rundmäuler, Aale und Salme bei gleichzeitiger Abwesenheit von Ausführungsgängen der Genitaldrüsen zum Austritt von Spermatozoen und Eiern dienen sollen. Weder diese Autoren noch VAN DER HOEVEN geben übrigens Genaueres an über diese Abdominalporen, eben so wenig kennen sie den Porus genitalis der Weibchen. Ihre irrige Ansicht ist vielleicht entstanden aus den widerspruchsvollen Angaben von CARUS. Unerklärlich bleibt es dann aber, wie sie dazu kamen die Entleerung des Sperma durch die Pori abdominales geschehen zu lassen, da doch zu ihrer Zeit bereits allgemein bekannt war, dass die Spermaria der Salmoniden, genau so wie die der übrigen Knochenfische, echte Ausführungsgänge haben.

C. VOGT, der zu wiederholten Malen Salmoniden untersuchte, kannte nun seinerseits die Abdominalporen wieder nicht. Weder werden sie in seiner »Anatomie des Salmones« genannt, noch auch später in seiner Abhandlung über die Generationsorgane der Verte-

[1] STANNIUS, Handbuch der Anat. der Wirbelthiere. 2. Auflage. 1854. pag. 185 und 270.

[2] VAN DER HOEVEN, Handboek der Dierkunde. D. II. pag. 210. Amsterdam 1855.

[3] BERGMANN und LEUCKART, Vergl. Anat. und Physiol. Stuttgart 1855. pag. 280.

braten[1], in welcher neben Perca und Clupea harengus auch die Salmoniden als Vertreter der Knochenfische gewählt sind.

Ausdrücklich spricht er hier nur von »ouvertures qui conduisent directement dans la cavité abdominale, et qui débouchent au dehors par une papille tout à fait semblable à celle qui se trouve dans les autres poissons osseux où elle forme l'ouverture de deux oviductes réunis«. Von den männlichen Salmoniden wird nachdrücklich konstatirt, dass sie sich nicht unterscheiden von den übrigen Knochenfischen.

Recht ausführlich bespricht Milne Edwards[2] die Geschlechtsverhältnisse der Salmoniden. Zunächst heißt es bei ihm: »Chez les Salmones et les Notoptères, de même que chez les Lamproies, les oeufs tombent dans la chambre viscérale, et traversent cette cavité pour sortir par les pores péritonéaux.« Der folgende Satz zeigt aber noch deutlicher, dass auch Milne Edwards den Sachverhalt nicht kannte: »Les orifices qui mettent la cavité abdominale en communication avec l'exterieur et qui livrent passage aux oeufs, affectent la forme de deux canaux très-courts qui se reunissent entre eux pour déboucher au dehors par un pore unique et median situé derrière l'anus.« Wenn er daher von pores péritonéaux im Plural spricht, so ist damit das Verhalten in der Bauchhöhle gemeint. Er sagt denn auch auf pag. 469 von den Salmoniden so deutlich wie nur möglich: »Chez le mâle, les pores abdominaux n'existent pas et le péritoine forme un sac complètement fermé.«

Um schließlich noch einige größere ältere und neuere Werke über Fische zu citiren, in denen deren Anatomie auch behandelt wird, so sagt Nilsson[3], dass bei Salmoniden die Eier aus der Bauchhöhle entleert werden durch eine Öffnung hinter dem After.

Dunkel dagegen ist Kröyer's[4] Aussage: »De saakaldte Pori abdominales, en eller to i Talet findes hos Laxene, og nogle Aal (hvor den tjene til Aeggen og hos de sidste tillige til Saedvaeskens Udförelse), samt hos Bruskfiske«. Worauf bezieht sich nun das »en eller to i Talet« und wo liegen die Pori?

---

[1] Vogt et Pappenheim, Organes de génération des Vertébrés. Ann. d. sc. nat. Zoologie. 4e série 1859. T. XI. pag. 358 et T. XII. pag. 123.

[2] Milne Edwards, Leçons d'anat. et physiol. comparée. VIII. pag. 448.

[3] Nilsson, Skandinavisk Fauna d. 4. pag. 363. »Römsäcker utan utförsgang, römkornen utfalle i magholan och utgo genom en öppning bakom Analöppning.«

[4] Kröyer, Danmarks Fiske. T. I. pag. XLVI.

In dem großen Werke von MOREAU[1] werden wieder neben einander gestellt »Saumon, Truite, Anguille, Lamproie«, als Fische, denen der Oviduct fehlt und deren Eier »tombant dans la cavité viscérale sortent de l'abdomen, par les conduits péritonéaux«. Man sucht nun vergebens nach einer Definition dieser conduits péritonéaux der Salmoniden; denn auf pag. 120, wohin man verwiesen wird, geschieht ihrer nur von Selachii und Sturionen Erwähnung.

Sehr deutlich spricht sich GÜNTHER[2] in seinem schönen Werke aus: »In those Teleosteans which lake an oviduct a single porus genitalis opens behind the vent.« Und auf pag. 158 werden die Salmonidae, Galaxidae, Notopteridae, Muraenidae und andere als solche bezeichnet, deren Ovarium offen und ohne Oviduct ist: »after rupture of the capsules the mature ova drop into the abdominal cavity and are expelled by the porus genitalis«.

Der gleichen Auffassung begegnet man bei BALFOUR[3], der ausdrücklich hervorhebt, dass beim Lachs »the abdominal pore exactly corresponds with the opening of the genital duct in other osseous fishes«.

Um so mehr nimmt es Wunder in der Schrift von BRIDGE[4], die sich ausschließlich mit den Pori abdominales der Vertebraten beschäftigt und auf Instigation BALFOUR's geschrieben wurde, Folgendes zu lesen ist: »In the Salmonidae the pores are present only in the females of the genus Salmo, and this presence is correlated with the absence of oviducts; in the male salmo there are no pores, but the testes have proper efferent ducts.«

»In Salmo salar the pores are somewhat asymmetrical disposed, the left pore which is small, is situated at the side of the anus, while that on the right side is very large, and lies rather behind the anus.«

Wir werden später sehen, dass dies in jeder Hinsicht unrichtig ist eben so wie seine Behauptung, dass die Abdominal-Poren »are the only channels by which the generativ products are conveyed outwards«. Auch hält er die Poren für homolog mit den Abdominalporen der Elasmobranchii und Ganoiden. Im Gegensatz hierzu geht

[1] E. MOREAU, Hist. nat. des Poissons de la France 1881. T. I. pag. 194.

[2] A. GÜNTHER, An introduction to the study of fishes. Edinburgh. 1880. pag. 123 und 158.

[3] BALFOUR, Urogenital-Organs of Vertebrates in Memorial Edition. Vol. I. pag. 154.

[4] BRIDGE, Journ. of anatomy and physiology. T. XIV.

Huxley's[1] Ansicht dahin, dass der sogenannte Abdominalporus der Salmoniden — er nimmt nur einen an, der zwischen Anus und Urethralporus liegt — »has nothing to do with the ‚abdominal pores' of the ganoids and of the Selachians«.

Die schönen Arbeiten Brock's[2] enthalten nur die kurze Angabe, dass die Eier der Salmoniden durch einen Porus abdominalis entleert werden. MacLeod[3] lässt dies genauer durch einen »pore spécial, situé entre l'anus en avant et l'orifice urinaire en arrière« geschehen. Von weiteren Poren sprechen sie nicht.

Man sollte nun meinen, dass hiermit der Verwirrung ein Ende gemacht sei, doch dem ist nicht so. Die Arbeit von Ayers[4], die auf entwicklungsgeschichtlichem Wege vorgeht, trägt neue herbei. Dies soll später ausführlicher dargelegt werden. In einer neuesten kurzen Besprechung schließt sich Gegenbaur[5], wie es scheint, wenigstens was das Thatsächliche angeht, an Ayers an. Früher[6] aber war er der Meinung zugethan, dass die Eier durch einen unpaaren, hinter dem Anus liegenden Porus entleert werden.

Das Resultat dieser geschichtlichen Übersicht ist, dass fünf verschiedene Ansichten einander gegenüber stehen. Dieselben sollen am Schlusse dieser Abhandlung neben einander gestellt werden, um sie vergleichen zu können mit dem, was mich das Studium zahlreicher Fische gelehrt hat.

Diese Thatsachen sollen zunächst folgen.

Argentina silus Risberg.

(Fig. 1.)

Das Einzige was mir in der Litteratur über die Geschlechtsorgane dieses merkwürdigen Tiefsee-Salmoniden, den ich in relativ großer Zahl in Bergen erhielt, bekannt wurde, ist eine dürftige Notiz in der Dissertation Risberg's[7]. Man liest dort: »Ovaria longissima ab oeso-

---

[1] Huxley, Proc. Zool. Soc. of London. 1883. pag. 137.

[2] Brock, Morphol. Jahrb. Bd. IV und Mitth. aus der Zoolog. Station Neapel. 1881.

[3] MacLeod, Arch. de Biologie. II. 1881. pag. 501.

[4] Ayers, Morphol. Jahrb. Bd. X. pag. 344.

[5] Gegenbaur, Morphol. Jahrb. Bd. X. 462.

[6] Gegenbaur, Grundriss der vergl. Anat. 1878. pag. 636.

[7] Risberg, Observationes ichthyologicae. Dissertat. Lundae 1835 (praeside Nilsson).

phago ad anum extensa, transversim foliacea, ovis rotundatis repleta.« Von den männlichen Organen erwähnt Risberg nichts, eben so wenig etwas von dem übrigen recht auffallenden Verhalten der Theile in der Analgegend. Meine Untersuchung ergab Folgendes:

Weibchen: Bei der Untersuchung von acht frischen weiblichen Exemplaren im Monat Juli und August stellte sich zunächst ein Unterschied in dem Verhalten des Ovarium heraus, je nach der Geschlechtsreife der Thiere. Selbstredend ist hier nicht gemeint das Gefülltsein des reifen Ovarium mit Eiern: ich habe vielmehr einen anderen Zustand im Auge, den ich von einem 28 cm langen jungen Exemplar beschreiben will.

Das Ovarium bestand hier rechts und links aus je zwei Stücken, deren Lage aus Fig. 1 ersichtlich ist. Beide Stücke einer Seite hängen an einem gemeinschaftlichen vom Diaphragma zum Anus durchlaufenden Mesovarium, gebildet durch eine Peritonealfalte:

Rechts war das vordere Stück 7 cm lang,
das hintere Stück 3,2 cm lang,
der Abstand zwischen beiden 1 cm;
links war das vordere Stück 4 cm lang,
das hintere Stück 3,2 cm lang,
der Abstand zwischen beiden 2,3 cm.

Beim reifen Weibchen liegen nun die Verhältnisse in so fern ganz anders als hier das Ovarium jederseits eine einzige lange, zusammenhängende Platte bildet, die an einem sehr breiten Mesovarium hängt und daher in der Bauchhöhle sehr beweglich ist. Der für Salmoniden typische Bau zeigt sich auch darin, dass die laterale Fläche des Ovarium gefaltet ist: sogenannte Ovariallamellen trägt, während die mediale glatt ist, durch einen Peritoneal-Überzug als Fortsetzung des Mesovarium. Dieser Überzug endigt genau an der ventralen Kante des Ovarium, schlägt sich nicht auf dessen laterale Fläche hinüber, was nicht bei allen Salmoniden der Fall ist.

Bei Reifung und Größenzunahme des Ovarium entwickelt sich mithin aus den beiden Stücken des jugendlichen Ovarium einer Seite ein zusammenhängendes, durchlaufendes Ovarium, indem der Abstand zwischen dem vorderen und hinteren Stück des jungen Ovarium stets kleiner wird und endlich verschwindet. Die Anfangs, wie aus den oben angeführten Zahlen erhellt, asymmetrische Lage der respektiven Stücke des Ovarium rechts und links geben uns einen Fingerzeig für das Verständnis des asymmetrischen Verhaltens des Ovarium mancher Salmoniden (Osmerus z. B. . Hier liegt rechts das Ovarium

ganz hinten, links ganz vorn in der Bauchhöhle, so dass bei geschlossener Bauchhöhle das eine gewissermaßen die Fortsetzung des anderen bildet, beide einander mithin nicht drücken können, mögen sie durch Eier auch noch so sehr angefüllt sein. Diesen Zustand können wir vom Verhalten bei Argentina herleiten, wenn wir annehmen, dass bei Osmerus rechts nur das hintere, links nur das vordere Stück des doppelten Ovarium von Argentina entwickelt ist.

Hierfür spricht auch das Verhalten der Blutgefäße des Ovarium bei Argentina an der einen und Osmerus an der anderen Seite.

Von besonderer Wichtigkeit ist noch folgender Punkt. Am Ende des Ovarium läuft das Mesovarium von dem oben schon die Rede war, nicht einfach aus, es zieht vielmehr eine kurze Strecke weit längs dem Rectum hin und schlägt sich dann plötzlich auf die laterale Bauchwand hinüber, indem es in die Peritonealbekleidung derselben übergeht. Hierdurch entsteht eine trichterförmige Öffnung, die ich »Peritonealtrichter« nennen will. Der rechte und linke Peritonealtrichter leiten beide in einen gemeinschaftlichen Raum, der dorsalwärts vom Rectum liegt und hinter dem Anus durch eine Öffnung ausmündet, die auf einer Papille sich befindet.

In meiner weiteren Darlegung soll diese Öffnung Porus genitalis heißen, da durch sie die Eier abgeführt werden, nachdem dieselben vorher aus den Ovariallamellen in die Bauchhöhle gefallen sind und alsdann durch die Peritonealtrichter zum Porus genitalis geleitet wurden.

Die Ureteren vereinigen sich gleichfalls kurz vor ihrer Ausmündung zu einer Urethra, deren Porus — ich nenne ihn Porus urethralis — nur durch eine dünne Falte vom Genitalporus, hinter welchem er liegt, getrennt ist.

Hierzu kommt nun noch jederseits neben dem Anus ein weiter spaltförmiger Porus, der durch seine Größe sofort auffällt. Dieses Paar Spalten liegt einige Millimeter nach außen von dem eigentlichen Anus. Bei einzelnen Exemplaren waren die Poren so groß, dass sie die Branchen einer Pincette bequem einließen; dieselbe drang alsdann jederseits neben dem Rectum in die Bauchhöhle vor, gänzlich geschieden von den Peritonealtrichtern. Solche neben dem Anus gelegene Öffnungen, die mithin jederseits eine direkte Verbindung der Außenwelt mit der Bauchhöhle zu Stande bringen, werde ich mit dem Namen »Pori abdominales« belegen.

Nur bei einem Exemplar war der rechte Porus ganz geschlossen.

Männchen: Von den Geschlechtsorganen derselben sagt Risberg in der oben citirten Dissertation nichts.

Wie beim Weibchen das Ovarium, so besteht hier das Spermarium jederseits aus zwei getrennten Drüsenkörpern, die aber, zum Unterschiede vom Ovarium, auch beim geschlechtsreifen Thiere geschieden bleiben. Beide sitzen natürlich einem gemeinschaftlichen Vas deferens an. In Lage und Größe sind auch die beiden Spermaria rechts und links nicht gleich; rechts nämlich ist der hintere Drüsenkörper, links der vordere der kleinere. Da die Untersuchung von Argentina hebridica und Coregonus oxyrhynchus einen ganz gleichen Befund lieferte, so möge das weiterhin über diese Fische Mitgetheilte auch für Argentina silus nachgesehen werden.

Die Vasa deferentia treten kurz vor ihrer Ausmündung zusammen und öffnen sich, gemeinschaftlich mit den Ureteren, mit denen sie sich vorher vereinigt haben, durch einen Porus uro-genitalis nach außen. Diese Öffnung liegt auf der Spitze einer Papille, die zur Zeit der Geschlechtsreife erheblich vascularisirt ist und alsdann stark vorspringt.

An Stelle des Porus urethralis und genitalis des Weibchen findet sich mithin hier nur ein einziger Porus.

Gleich stark entwickelt wie beim Weibchen besitzt aber das Männchen neben dem Anus ein Paar schlitzförmige Pori abdominales, die auf ganz gleiche Weise in die Bauchhöhle führen.

Argentina hebridica Yar. spec.
(Argentina Yarelli. Cuv. Val.)
(Fig. 2, 3 und 4.)

Nur bei Nilsson[1] finde ich eine kurze Notiz über das Ovarium dieser kleinen Argentina-Species. Einige Alkohol-Exemplare zeigten mir denselben Bau der uns interessirenden Organe, den wir bereits von Argentina silus kennen lernten. Die Weibchen waren geschlechtsreif und hatten, wie Nilsson es kurz angiebt, ein einziges zusammenhängendes Ovarium, wie Argentina silus im reifen Zustand. Ob Arg. hebridica im unreifen Zustande sich gleich verhält, weiß ich nicht zu sagen. Peritonealtrichter, Porus genitalis und urethralis bieten Bekanntes dar; von den Pori abdominales ist nur die enorme Größe zu vermelden.

Die nahezu reifen Männchen haben jederseits ein Spermarium,

[1] Nilsson, Skandinavisk Fauna. d. IV. p. 475. »Aeggstockarna (romsäckarna) myket länga, sträcka sig från Anus fram till oesophagus, på tvärs bladiga.«

das aus zwei Stücken besteht. Die Ungleichheit derselben wird aus Fig. 2 und den Maßen bei einem Exemplare hervorgehen.

Rechts war das vordere Stück 2,6 cm lang,
das hintere Stück 2,3 cm lang,
Abstand zwischen beiden 1,9 cm,
links war das vordere Stück 1,9 cm lang,
das hintere Stück 2,7 cm lang,
Abstand zwischen beiden 2,0 cm.

Die hinteren Stücke sind, vor Allem analwärts, nicht scharf geschieden von den Vasa deferentia; diese letzteren sind sehr stark entwickelt und münden gemeinschaftlich mit den Ureteren durch den Porus urogenitalis nach außen. Pori abdominales sind sehr stark entwickelt.

Salmo salar L.

(Fig. 6.)

Im Monat Mai und Juli konnte ich hiervon eine Anzahl frischer Exemplare untersuchen, und zwar sogenannte Winter- und Sommerlachse. Es war gerade der Zeitpunkt, wo erstere, die größere Sorte, anfing zu verschwinden und letztere, die kleinere Sorte, die Überhand bekommt, um kurze Zeit später ausschließlich vorhanden zu sein.

Das Resultat meiner Untersuchung war ein recht auffallendes, vor Allem in Hinblick auf die Behauptungen von Bridge[1] bezüglich der Abdominalporen dieser Fischart.

Zunächst die an und für sich schon sehr unwahrscheinliche, dass »the pores are somewhat asymmetrically disposed; the left pore, which is small, is situated at the side of the anus, while that on the right side is very large, and lies rather behind the anus«.

Es liegt wohl auf der Hand, dass letzterer der gewöhnliche Porus genitalis ist, der allen Salmoniden-Weibchen ohne Ausnahme zukommt, und dass er nichts zu thun haben kann mit dem anderen von Bridge gleichzeitig genannten linken Porus *neben* dem Anus. Dies war wohl ein wirklicher Abdominalporus, jedoch nur einer der beiden: denn, wie es scheint, kommen in der Regel zwei Abdominalporen vor. An 12 *weiblichen* Exemplaren nämlich, alle mit ziemlich gut entwickelten Ovarien, fand ich folgendes Verhalten:

---

[1] Bridge, Journ. of anat. and physiology T. XIV.

Winterlachs:	105 cm lang	2 Pori abdominales,
	106 - -	2 Pori abdominales,
	106 - -	2 Pori abdominales,
	106 - -	links Porus geschlossen, rechts offen,
	108 - -	2 Pori abdominales,
	108 - -	2 Pori abdominales?
Sommerlachs:	92 - -	2 Pori abdominales,
	87 - -	2 Pori abdominales,
	88 - -	Porus rechts geschlossen, links nur theilweise offen,
	87 - -	2 Pori abdominales,
	87 - -	2 Pori abdominales.

Die Öffnungen sind sehr fein im Gegensatz zu dem sehr weiten Genitalporus; auch zwängen sie sich in Form eines kurzen Kanals so zu sagen einen Weg durch die Bauchdecke, da sie dieselbe nicht lothrecht durchbohren, sondern einigermaßen parallel der Längsachse des Thieres. Hierbei kann es geschehen, dass einer der Poren gleich an seinem Anfang geschlossen ist, wie im vierten Falle der obenstehenden Tabelle, oder aber, dass der Anfang der Öffnung noch vorhanden, dass aber weiterhin der Porus zu ist wie im neunten Falle oben.

Doch wäre dem auch nicht so, jedenfalls sind die Poren stets so eng, dass es überhaupt unmöglich ist, dass Eier hindurch passiren könnten. Übrigens ist es ja auch bekannt genug — man kann sich davon an jedem reifen Salmoniden-Weibchen überzeugen und sieht es auf jeder Abbildung vorgestellt, die in Büchern über Fischzucht das Ausdrücken der Eier zum Zwecke der künstlichen Befruchtung illustrirt —, dass die Eier hinter dem Anus auf einer Papille, also durch das, was ich Genitalporus genannt habe, austreten. Niemals durch die Abdominalporen seitlich neben dem After. Unrichtig ist es daher, wenn Bridge[1] vom weiblichen Lachs sagt: »the abdominal pores are the only channels by which the generative products are conveyed outwards«.

Die äußerst feinen Abdominalporen der Lachse liegen nun gleich neben dem Anus und zwar ungefähr in der Höhe der Mitte desselben, in der zarten Haut, die diesen umgiebt. Da dieselbe äußerst faltenreich ist, sind die feinen Poren, die überdies zuweilen noch

[1] Bridge, Journ. of anatomy and physiology. T. XIV.

bedeckt werden durch eine Falte der schuppentragenden Haut, bei wenig Vertrautheit mit dem Objekte in einzelnen Fällen recht schwierig zu finden.

Von einem Peritonealtrichter ist bei diesen Thieren keine Rede.

Die zweite Unrichtigkeit bei Bridge gilt dem Männchen. Es heißt von diesem: »in the male Salmo there are no pores, but the testes have proper efferent ducts«.

Zunächst wissen wir bereits, dass das Vorhandensein der Vasa deferentia die Pori abdominales nicht ausschließt, beide stehen in keinerlei Beziehung zu einander. Die Männchen, die ich untersuchte, zeigten denn auch folgendes Verhalten:

Exemplar 103 cm lang 1 Porus abdominalis links,
106 - - Pori abdominales waren nicht zu finden,
112 - - 2 Pori abdominales.

Leider konnte ich keine weiteren Exemplare untersuchen, doch auch diese beweisen bereits, dass auch das Männchen in der Regel wohl Pori abdominales hat, wie das nicht anders zu erwarten war.

Lage und Verhalten der Poren war dasselbe wie beim Weibchen[1]. Eben wie dort sind sie bisher auch beim Männchen übersehen worden, wohl in Folge ihrer Feinheit.

Salmo trutta L.

(Salmo trutta Nilsson. Salmo eriox Kröyer.)

Von diesem Fische konnte ich leider nur Männchen in fünf Exemplaren untersuchen. Alle besaßen Abdominalporen trotz verschiedener Größe und abweichendem Reifezustand der Geschlechtsorgane. Wegen letzteren Punktes ist es der Mühe werth die genaueren Maße und Fangzeiten anzugeben.

S. trutta gefangen Ende August in Bergen, unreif. ♂ 30,5 cm lang,
♂ 28,7 cm lang; linker Porus sehr klein.

S. trutta, gefangen Ende September in Hammerfest: ♂ 19.7 cm lang, ganz unreif,
♂ 17,2 - - unreif,
♂ 18 - - ganz reif.

Alle drei Exemplare aus Hammerfest zeichnen sich aus durch sehr große Pori abdominales.

[1] Bei einem Männchen von 22 cm Länge war von Poren nichts zu entdecken.

Das zuletzt genannte Exemplar von 18 cm Länge wich durch den Bau seines rechten Spermarium vom gewöhnlichen Verhalten ab, in so fern als dieses sich als sehr großer Drüsenkörper bis nahe zum Porus genitalis erstreckte, vorn dagegen, zur Seite des Magens sehr wenig entwickelt war. Das linke Spermarium aber bot das beim Genus Salmo gewöhnliche Verhalten dar, da es nur in der vorderen Hälfte der Bauchhöhle lag und demgemäß ein langes Vas deferens zum Urogenitalporus entsandte. Später werde ich darlegen, dass wir es in diesem Falle offenbar mit einem Übergang zum asymmetrischen Verhalten der Spermaria bei Coregonus, Mallotus und Osmerus zu thun haben.

Salmo fario L.

Bereits früher wurde C. G. Carus[1] als der Entdecker der Abdominalporen bei diesem Fische genannt. Er kannte sie aber nur vom Männchen und gerieth selbst schon hierüber in Widersprüche. Diese erklären sich vielleicht zum Theil aus der Verschiedenheit im Auftreten der Abdominalporen bei der Forelle. Die wenigen Exemplare nämlich, die mir zur Verfügung standen, bewiesen zwar, dass Pori abdominales vorkommen, genau so wie bei Argentina und Salmo salar, daneben aber auch, dass eben dieses Vorkommen sehr unregelmäßig und ungleichartig ist.

Ein Exemplar von 44 cm Länge mit wenig entwickelten Spermaria hatte zwei sehr deutliche aber sehr feine Poren.

Bei einem anderen gleichfalls unreifen Männchen von 45 cm Länge war hingegen von Poren nichts zu finden. Wohl aber war jederseits neben dem Enddarm, mithin von innen, von der Leibeshöhle aus gesehen, eine sehr feine Grube, die zur Haut neben dem After führte, hier aber geschlossen war. Erklärt wird dieser Zustand durch das Verhalten eines dritten Männchen von 49 cm Länge mit strotzend gefüllten Spermaria, das rechts weit nach vorn einen Porus, links dagegen und einigermaßen nach hinten verlagert, eine Hautstelle hatte, die äußerst dünn war und sich beim Einblasen von Luft in die Bauchhöhle stark vorwölbte, kurz einen Zustand darstellte, als wäre ein Porus durch eine dünne Haut bedeckt und geschlossen[2].

---

[1] C. G. Carus, Lehrb. d. Zootomie. Leipzig 1818. pag. 636 und Carus et Otto, Tab. anatom. comparativ. illustrant. Pars V. 1840.

[2] Mir lag ferner noch ein Exemplar vor, das in der Hauptsache mit Salmo

Salmo fontinalis und quinnat.

Hiervon konnte ich nur drei Exemplare untersuchen. Von Salmo fontinalis zwei unreife Männchen. Das eine von 32 cm Länge hatte rechts einen sehr feinen Porus, links machte sich wieder eine Hervorwölbung bemerkbar beim Einblasen von Luft in die Bauchhöhle. Die Stelle des Porus war hier durch solch dünne Haut eingenommen, dass eine Luftblase durchschien. Bei einem anderen Exemplar von 25 cm Länge war von Poren nichts zu sehen. Eben so wenig bei einem 26 cm langen Weibchen von Salmo quinnat, mit allererster Anlage von Eiern.

Coregonus oxyrhynchus L.

(Fig. 5 und 7.)

Bei diesem Fische wurde ich zuerst auf die in dieser Mittheilung beschriebenen Verhältnisse aufmerksam; dennoch habe ich meine Darlegung nicht hiermit begonnen, da dieses Thier die variabelsten Zustände darbietet, die gleichzeitig auch schwieriger zu verfolgen sind.

Die zahlreichen Exemplare, die ich untersuchen konnte, variirten in Größe von 20—50 cm Länge; die mittlere Länge war 38 cm. Ich erhielt meine Exemplare aus der Merwede, wo der Fisch, die heißen Sommermonate ausgenommen, das ganze Jahr hindurch gefangen wird. Geschlechtsreif war er ungefähr von Oktober bis December, was mit anderen Angaben übereinstimmt.

Weibchen. Ich beginne mit der Beschreibung eines jungen, nicht geschlechtsreifen Exemplares von 33 cm Länge. Jederseits findet sich nur ein Ovarium, das in bekannter Weise an einer Peritoneallamelle hängt, die sich von der Schwimmblasenoberfläche abhebt. Das weitere Verhalten dieser Peritoneallamelle (Mesovarium) wird beeinflusst durch die Befestigung des Darmes durch Mesenterien, die folgendermaßen sich gestaltet. An die dorsale Fläche des Darmkanales heftet sich ein Mesenterium, das eine lamellöse Fortsetzung der Peritonealbedeckung der Schwimmblase ist. Dasselbe liegt stets etwas nach rechts, welche Lagerung denn auch die Arterie und Vene haben, die im Mesenterium zum Darme ziehen resp. von dort her-

---

fario übereinstimmt, jedoch gekreuzt mit einer anderen verwandten Species. Bei diesem 41,5 cm langen, ganz reifen Weibchen fanden sich zwei sehr weite Poren.

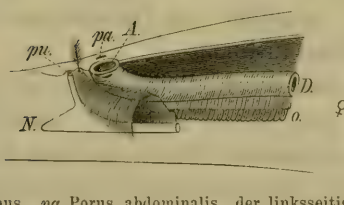
kommen. Zwei bis drei Centimeter vor dem Anus endigt plötzlich dieses Mesenterium in einem scharfen Bogen. Von da ab ist der Darm durch ein ventrales Mesenterium festgeheftet, gleichfalls in Gestalt einer einfachen Peritonealplatte.

Dort nun, wo das dorsale Mesenterium endigt, hört auch das Mesovarium auf, jedoch nur in so fern, als es sich auf das bogenförmige Ende des dorsalen Mesenterium hinüberschlägt, alsdann längs der Darmwand zieht in der Richtung zum Anus und kurz vor diesem wiederum von der Darmwand sich abhebt und bogenförmig zur lateralen Leibeswand sich begiebt, um mit der Peritonealbedeckung derselben zu verschmelzen. Auf diese Weise entsteht seitlich vom Enddarm jederseits eine Höhle, genau so wie bei Argentina silus und hebridica, die durch eine trichterförmige Öffnung mit der Leibeshöhle kommunicirt und dorsal vom Darm mit der der anderen Seite in Verbindung steht. Hierdurch kommt ein gemeinschaftlicher Raum zu Stande, in den die Peritonealtrichter einmünden, welcher Raum durch den Porus genitalis mit der Außenwelt kommunicirt.

Bezüglich der bis jetzt genannten Punkte war beim erwachsenen, reifen Weibchen Alles dasselbe, nur enthielt das Ovarium reife Eier und war dem entsprechend stark entwickelt.

Außer dem genannten Genitalporus fand ich bei der Mehrzahl der reifen sowohl als auch der unreifen Weibchen jederseits neben dem Anus, genau so wie bei Argentina, einen großen Porus. Man vergleiche hierzu nebenstehenden Holzschnitt. Ich gebrauchte verschiedene Mittel, um die Anwesenheit dieser Abdominalporen zu konstatiren, falls es nicht möglich war, derselben durch einfache Inspektion ansichtig zu werden. Dies war zuweilen nöthig, wenn die Analgegend stark eingezogen war, wie es häufig bei jüngeren, nicht geschlechtsreifen Thieren, dann im Allgemeinen auch bei recht frischen der Fall ist.

Fig. 1.



A Anus, *pa* Porus abdominalis, der linksseitige ist auch in seiner Lagebeziehung zum Anus dargestellt, obwohl in der Zeichnung die linke Bauchwand entfernt ist. *D* Darm. *N* Niere. *pu* Porus urethralis. Der Pfeil ist in den Genitalporus eingeführt, seine Spitze kommt in der abdominalen Öffnung des Peritonealtrichters wieder zu Tage. *O* Ovarium.

Durchaus verpönt war das Arbeiten mit Borsten, da man damit gar zu leicht künstliche Poren macht.

Manchmal genügte es den Fisch einfach unter Wasser auf die

Bauchwandung zu drücken, um kleine Fetttröpfchen, die bei nicht ganz frischen Fischen frei in der Bauchhöhle liegen, austreten zu lassen. In anderen Fällen wurde eine gefärbte Flüssigkeit unter sanftem Druck in die Bauchhöhle injicirt, die alsdann durch die Pori wieder nach außen abfloss. Meist aber konnte die Anwesenheit der Abdominalporen am einfachsten festgestellt werden durch Einblasen von Luft in die Bauchhöhle der unter Wasser gehaltenen Fische. Die kleinen Luftblasen traten alsdann durch die Abdominalporen nach außen; nur wenn sehr stark geblasen wurde auch wohl durch den Genitalporus.

Auf diese Weise gelang es stets festzustellen, ob Abdominalporen vorhanden waren oder nicht. Blieb endlich noch Zweifel, so wurde auf Serien-Querschnitten weiter untersucht.

Der Befund, der sich hierbei herausstellte, ist aus der folgenden Tabelle zu ersehen:

Nr.	Länge des Thieres. cm	Pori abdominales.	Zustand des Ovarium.	Datum.
1	31,5	vorhanden	unreif	16. April.
2	30	vorhanden	Beginn der Eientwicklung	15. Mai.
3	27	vorhanden	unreif	
4	28	vorhanden	unreif	
5	28	vorhanden	unreif	
6	30	vorhanden	unreif	12. Oktober.
7	30	vorhanden	unreif	
8	37	fehlen	reif	
9	38	fehlen	reif	
10	28	fehlen	unreif	
11	36	vorhanden	reife Eier noch im Ovarium	
12	37	fehlen	abgelaicht	
13	38	fehlen	reife Eier in der Bauchhöhle	23. November.
14	38	links großer Porus, rechts geschlossen	reife Eier in der Bauchhöhle	
15	36	vorhanden	unreif	
16	39	fehlen	abgelaicht	ohne Datum.
17	50 (!)	links Porus, rechts geschlossen	abgelaicht	

Diese Tabelle lehrt uns, dass bei jungen Weibchen oder solchen, deren Ovarien noch keine reifen Eier enthalten, Abdominalporen in der Regel vorhanden sind. Nur einmal, Nr. 9. fehlten sie. Sie

lehrt uns ferner, dass bei ganz reifen Weibchen oder solchen, die bereits gelaicht hatten, die Abdominalporen meist ganz fehlen. (Nr. 8, 9, 10, 12, 13, 16). Nur in einem Falle (Nr. 11) waren sie vorhanden, in zwei anderen (Nr. 14, 17) war nur der linke Porus da, der rechte geschlossen.

Mit Absicht sage ich geschlossen, da ich mich in der That der Ansicht nicht entschlagen kann, dass hier eine Schließung früher bestehender Poren geschehen ist.

Vergleicht man nämlich die fünf Exemplare, die gleichzeitig am 23. November gefangen wurden, also zu einer Zeit, wo die meisten Exemplare laichen, so findet man darunter ein Exemplar mit unreifen Ovarien, die vier übrigen sind ganz reif oder bereits abgelaicht. Nur bei Nr. 11 sind Poren vorhanden. Beim Einblasen von Luft in die Bauchhöhle von Nr. 10 wölbt sich jederseits neben dem Anus eine Stelle kegelförmig hervor, die genau der Lage der Pori abdominales entspricht. Diese Hervorwölbungen sind nichts Anderes als eine stark verdünnte, durchscheinende Partie der Hautdecke, die den Anus umgiebt.

Noch frappanter ist dies Verhältnis bei Nr. 13, wo zwei verdünnte Hautstellen geradezu die Narben der Pori abdominales sind. Wieder anders liegen die Verhältnisse bei Nr. 14, indem hier rechts eine Stelle mit verdünnter Haut neben dem Anus sich hervorwölbt beim Einblasen von Luft oder Einspritzen einer Flüssigkeit, während links ein großer Porus vorhanden ist. Gleiches fand ich auch bei dem abgelaichten Exemplare Nr. 17.

Diese Befunde sprechen zu Gunsten der an und für sich allerdings schwierig annehmbaren Auffassung, dass die Thiere früher Abdominalporen hatten, die sich aber später schließen können, durch eben die durchscheinende Hautpartie, von der gesagt wurde, dass sie sich beim Einblasen von Luft in die Bauchhöhle hervorwölbe.

Wie eine solche Schließung zu Stande kommt, weiß ich nicht zu sagen; vielleicht durch eine Art Entzündungsprocess. Die ganze circumanale Gegend ist doch zur Zeit der Geschlechtsreife stark vascularisirt.

An dieser Stelle darf wohl noch einmal daran erinnert werden, dass auch ein Exemplar von Argentina silus beobachtet wurde, wo der rechte Porus geschlossen, der linke aber offen war.

Eine andere Erklärung wäre die, dass das Vorkommen der Poren ein ganz unregelmäßiges ist, dass sie einmal fehlten, ein anderes Mal vorhanden seien. Man müsste dann aber den Zufall zu

Hilfe nehmen, indem es doch in der That Zufall wäre, wenn nur solche unreife Weibchen zur Beobachtung kamen, die Poren hatten, während zufällig fast allen reifen Weibchen die Poren fehlten.

Allerdings ist das eine Thatsache, dass die Poren zuweilen ganz fehlen können, wo sie eigentlich nach meiner Auffassung vorhanden sein müssten. Das steht aber wohl damit in Verband, dass es rudimentäre, bedeutungslose Theile sind, wie schon aus ihrem Fehlen in gewissen Fällen zu ersehen ist.

Mit dem Ablegen der Eier haben sie gar nichts zu schaffen. Diese Funktion könnten sie schon an und für sich nicht ausüben, da ja, wie wir sahen, bei den meisten reifen Weibchen die Poren geschlossen sind. Doch wäre dem auch nicht so, so kann man sich an jedem reifen Exemplare beim Ausdrücken der Eier nach der bekannten Manipulation der Fischzüchter davon überzeugen, dass die Eier median hinter dem Anus durch den Genitalporus austreten. Dies geschah auch in dem einzelnen Falle, wo das reife Weibchen einen Abdominalporus hatte.

Männchen: Die vom Genus Argentina beschriebene Verdoppelung der Spermarien findet sich auch hier, wo gleichfalls das größere, vorn gelegene Stück des jederseitigen Spermariums durch das Vas deferens mit dem hinteren, viel kleineren verbunden ist. Auch ist der ganze Apparat rechts etwas kleiner als links, wie folgende Maße von zwei reifen Männchen genommen darlegen. Man möge hierzu auch die Fig. 5 vergleichen.

Exemplar von 33 cm Länge:

	rechts:	links:
Vorderes Spermarium:	6,2 cm	10,5 cm
Hinteres Spermarium:	2,2 -	2,4 -
Länge des Vas deferens zwischen beiden:	6,7 -	3,7 -
Länge des ganzen Geschlechtsapparates:	15,1 cm	16,6 cm.

Exemplar von 38 cm Länge:

	rechts:	links:
Vorderes Spermarium:	5,5 cm	9,0 cm
Hinteres Spermarium:	2,8 -	2,8 -
Länge des Vas deferens zwischen beiden:	9,3 -	7,0 -
Länge des ganzen Geschlechtsapparates:	17,6 cm	18,8 cm.

Das vordere Spermarium sowohl des reifen als auch des unreifen Thieres, die sich übrigens nur in dem Volumen der ganzen

Geschlechtsdrüse von einander unterscheiden, ist von länglicher Gestalt und stößt mit seinem vorderen Ende an das Diaphragma, während das hintere Ende, wenn auch sich verschmälernd, dennoch ganz plötzlich abgerundet endet. Die eine etwas konkave Fläche liegt der Schwimmblase an, die andere konvexe der Bauchwand. Über die der Schwimmblase zugekehrte Fläche, und zwar in der Mitte derselben, läuft ein Blutgefäß, das sich längs dem Vas deferens nach hinten begiebt, auf die hintere Drüse. Letztere ist länglich von Form und hängt dem Vas deferens an, das ungefähr über die Mitte dieser kleinen Drüse läuft und sich hinter dem Anus mit dem der anderen Seite vereinigt. Kurz vor ihrer gemeinschaftlichen Ausmündung vereinigen sich mit den Vasa deferentia die beiden Ureteren, so dass alle vier Gänge durch einen gemeinschaftlichen Porus urogenitalis auf einer Papille hinter dem After ausmünden.

Bei allen untersuchten Exemplaren fanden sich neben dem Anus ein Paar spaltförmiger Pori abdominales, wie aus folgender Tabelle erhellt:

Nr.	Länge des Thieres. cm	Pori abdominales.	Zustand der Spermaria.	Datum.
1	28	stets vorhanden	unreif	4. März.
2	28		unreif	
3	27		unreif	während der Monate Mai und Juni.
4	28,5		unreif	
5	29		unreif	
6	36		unreif	
7	37		unreif	
8	34,5		der Reife nahe	September.
9	26,5		unreif	12. Oktober.
10	28		unreif	
11	33		reif	
12	33		reif	
13	38,5		reif	
14	34,5		reif	23. November.

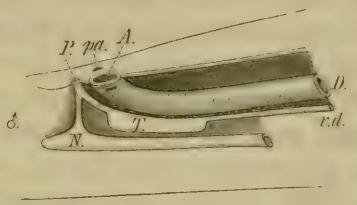
Auch hier wurden die Pori abdominales durch Einblasen von Luft z. B. sichtbar gemacht, wenn es nicht möglich war, sie sofort zu finden. Nebenstehender Holzschnitt (Fig. 2) versinnlicht schematisch die Lage der Abdominalporen.

Aus der Tabelle geht hervor, dass zu keiner Zeit ein Fehlen der Poren zu konstatiren war, was wohl der Fall war bei einer Anzahl Weibchen.

Coregonus lavaretus L.

Die untersuchten Exemplare erhielt ich durch die Güte des Herrn S. A. Buch von der Seeküste von Stavanger. Ich zähle sie zu Coregonus lavaretus L. in dem Sinne wie Collett[1] diese Species auffasst, und möchte sie für identisch halten mit Coregonus sikus Cuv. et Val. (auf Norwegisch: Sik).

Fig. 2.



A Anus, *pa* Abdominalporen. Auch hier ist der linksseitige noch in seiner Lagebeziehung zum Anus dargestellt. *P* Porus urogenitalis, *N* Niere, *T* hinteres Spermarium, *vd* Vas deferens, *D* Darm.

Das Resultat der Untersuchung von vier Weibchen und einem Männchen lässt sich kurz dahin zusammenfassen, dass eine vollständige Übereinstimmung herrschte mit den beschriebenen Verhältnissen von Argentina und Coregonus oxyrhynchus. Beim Weibchen fanden sich die Ovarien gebaut wie bei Coregonus oxyrhynchus, dessgleichen die Peritonealtrichter und der Porus genitalis. Die Spermaria des Männchen bestanden wie bei Coregonus oxyrhynchus aus einer vorderen und hinteren Partie mit ähnlicher Asymmetrie und Größenverschiedenheit rechts und links.

Mehr in Übereinstimmung mit Argentina waren die Pori abdominales, die in bekannter Lage bei beiden Geschlechtern stets vorhanden waren, weit größer als bei Coregonus oxyrhynchus, so dass sie sofort auffielen.

Osmerus eperlanus L.

Trotzdem erst vor Kurzem Huxley[2] weitläufig über diesen Fisch berichtet hat muss ich dennoch näher auf denselben eingehen; denn Huxley hat sowohl selbst weitgehende Schlüsse an die Befunde bei Osmerus geknüpft als auch alte Beobachtungen von Rathke[3] wieder ans Licht gezogen, denen zufolge bei Osmerus ein Zustand vorliegen soll, der die beiden Typen der weiblichen Geschlechtsorgane, wie sie sich an der einen Seite bei Salmoniden, an der anderen Seite bei den übrigen Teleosteern finden, verbinden soll.

---

[1] R. Collett, Norges Fiske. pag. 166.

[2] Huxley, Proc. Zoolog. Soc. London 1883. part II.

[3] Rathke, Abhandlungen zur Geschichte der Thierwelt. Halle 1824.

Jedes Ovarium hat die Form einer halb ovalen Platte, mit gebogenem ventralem und gerade verlaufendem dorsalem Rande. Der letztere ist an einer schmalen mesovarialen Falte des Peritoneum aufgehängt, die ihrerseits an der Dorsalwand der Bauchhöhle, oder richtiger an der Peritonealbekleidung der ventralen Fläche der Schwimmblase, festgeheftet ist. Dieses Mesovarium setzt sich als Peritonealüberzug der Innenfläche der Ovarialplatte fort, bedeckt aber nicht nur diese ganze Fläche sondern schlägt sich am ventralen Rand des Ovarium auch noch auf dessen Außenfläche hinüber und nimmt noch reichlich ein Drittel der Höhe dieser Fläche in Beschlag, um mit scharfer Grenzlinie zu endigen.

Eben so wenig wie bei den übrigen Salmoniden endigt das Mesovarium am hinteren Ende des Ovarium. Es bildet vielmehr einen großen und weiten Peritonealtrichter, der genau an der hinteren Spitze des Ovarium beginnt. Das Mesovarium schlägt sich nämlich sofort, nachdem es das Ovarium verlassen hat, auf die äußere Bauchwand hinüber. Diese langen und vor Allem beim geschlechtsreifen Weibchen sehr weiten Peritonealtrichter vereinigen sich auf die bekannte Weise zu einer gemeinschaftlichen, dorsalwärts vom Anus gelegenen Kammer, die durch einen Porus genitalis nach außen mündet. Hinter diesem Porus liegt auf derselben Papille der Porus urethralis.

Die asymmetrische Lage und ungleiche Entwicklung der beiden Ovarien ist bereits früher bei Besprechung von Argentina silus zur Sprache gekommen; sie ist der Art, dass rechts das Ovarium so weit wie nur möglich nach hinten gedrängt, links dagegen vorn in der Bauchhöhle gelagert ist. Auch bei vollster Entwicklung der Eier können doch die Ovarien einander nicht drücken, da der Vorderrand des rechten an den Hinterrand des linken grenzt.

Im Übrigen möchte ich auf die Abbildung verweisen, die Huxley[1] gegeben hat und die in vortrefflicher Weise die Anordnung der Theile zur Darstellung bringt.

Abdominalporen finde ich weder beim Weibchen noch beim Männchen, nicht einmal eine Spur derselben in Gestalt von verdünnten Hautstellen.

---

[1] Huxley, Proc. Zool. Soc. of London 1883. P. II.

Mallotus villosus Cuv.

(Fig. 8 und 9.)

Bei Cuvier und Valenciennes[1] finde ich folgende Angabe über diesen Fisch: »Il y a deux laitances chez le mâle, mais l'ovaire est unique chez la femelle. Les oeufs tombent dans la cavité abdominale de la même manière que dans nos autres salmonoïdes.«

Die Angabe über das Ovarium ist unrichtig, da zwei vorhanden sind, von denen allerdings das rechte wenig entwickelt ist und im hinteren Theil der Bauchhöhle seine Lage hat, während das linke ein großes Ausmaß erreicht und wie bei Osmerus ganz vorn in der Bauchhöhle liegt. Auf diese Prävalenz des linken Ovarium über das rechte und die einigermaßen versteckte Lage des letzteren lässt sich der Fehler bei den oben genannten Autoren zurückführen.

Von Osmerus, womit alle diese Verhältnisse so sehr übereinstimmen, weicht das Ovarium allein darin ab, dass der Peritonealüberzug nur auf die mediale Seite der Ovarialplatte beschränkt ist, während bei Osmerus die Peritonealbekleidung auf die Außenfläche hinübergreift. Auch im Peritonealtrichter macht sich ein bemerkenswerther Unterschied geltend. Bei Osmerus entsteht derselbe als Fortsetzung des Mesovarium oder der Peritonealbedeckung der medialen Fläche des Ovarium und zwar schlägt sich diese Fortsetzung vom hinteren Ende des Ovarium auf die Bauchwand. Die Trichteröffnung liegt mithin dort wo das Ovarium endet. Bei Mallotus hingegen, wo die Bildung des Peritonealtrichters auf gleiche Weise geschieht, liegt das hintere Ende des Ovarium noch im Anfangstheil des Trichters. Trotz der Kleinheit des ganzen Ovarium ist rechts das in den Peritonealtrichter hineinragende Ende des Ovarium weit größer als links. Weiter unten soll nochmals dieser Thatbestand zur Sprache kommen, da er einen Fingerzeig geben kann über die Bedeutung der Peritonealtrichter. Im Übrigen münden beide gemeinschaftlich durch den Porus genitalis, der auf einer Papille liegt, nach außen.

Das Männchen ist ausgezeichnet durch einen markirten Geschlechtsunterschied: durch zahlreiche Hautflocken, die in der Höhe der Linea lateralis in einem Längsband vom Kiemendeckel zum Schwanze ziehen und außerdem an der Bauchfläche sich finden.

---

[1] Cuvier et Valenciennes, Hist. nat. des poissons. T. XXI. pag. 289.

Der Anus nebst dem Urogenitalporus wird versteckt durch zwei starke Hautfalten, die mit derselben flockigen Hautwucherung bedeckt sind. Erst nach Entfernung dieser sieht man inmitten einer schuppenlosen Hautpartie den Anus, hinter diesem eine niedrige Papille mit der Urogenital-Öffnung, die eingeklemmt liegt zwischen zwei halbkugeligen Papillen (Fig. 8 *p*), die aus starken Bindegewebsbündeln bestehen und von gewöhnlicher Haut bedeckt sind.

Weder beim Männchen noch beim Weibchen fand ich eine Spur von Abdominalporen.

Über die Bedeutung der Peritonealtrichter.

Bei allen weiblichen Salmoniden, die bisher besprochen wurden, fanden wir stets, dass die Kommunikation der Bauchhöhle mit der Außenwelt durch einen einzigen, hinter dem Anus gelegenen Porus genitalis geschieht. (Die Pori abdominales wollen wir als nicht überall vorkommend für jetzt außer Betrachtung lassen.) Diese Kommunikation ist jedoch keine direkte, sie wird vielmehr durch zwei Kanäle, die Peritonealtrichter, vermittelt, die folgendermaßen auf zweierlei Wegen zu Stande kommen. Bei Osmerus und Mallotus geschieht deren Bildung dadurch, dass die Peritonealbekleidung der medialen Fläche des Ovarium sich an dessen Ende auf die Bauchwand hinüberschlägt und weiterhin bis zum Genitalporus durchläuft. Auf diese Weise entsteht rechts und links ein Kanal mit weiter abdominaler Öffnung, in welche das hintere Ende des Ovarium hineinragt. Kurz vor dem Anus vereinigen sich die beiden Kanäle, um schließlich hinter dem Anus gemeinschaftlich auszumünden (Genitalporus).

Bei Argentina, Salmo, Coregonus ist es mehr im Besonderen das Mesovarium, das den Peritonealtrichter zu Stande bringt. Am deutlichsten wird dies bei Salmo, wo das Ovarium verhältnismäßig kurz ist und nur in der vorderen Hälfte der Bauchhöhle liegt. Hier endigt nämlich das Mesovarium nicht an der hinteren Spitze des Ovarium; es läuft vielmehr durch bis zum Porus genitalis, bildet aber auch hier einen Peritonealtrichter, indem es kurz vor dem Anus sich gleichzeitig lateralwärts auf die Peritonealbekleidung der Bauchwand hinüber schlägt. So entsteht ein wesentlich gleiches Peritonealtrichterpaar bei allen Salmoniden; denn der genannte Unterschied ist im Grunde der Sache keiner, da ja die Peritonealplatte des Eierstock von Osmerus und Mallotus eigentlich auch nur Fortsetzung des Mesova-

rium ist. Funktionell sind die Trichter ganz gleich; durch dieselben werden die Eier zum Genitalporus geleitet.

Damit ist die Frage nach ihrer Bedeutung nicht erledigt. Rathke wollte in der Fortsetzung des Mesovarium, die er als ein plattes, nach hinten sich verschmälerndes Band von den Salmen, Forellen und Maränen beschreibt, »ein Analogon« des Eileiters der übrigen Fische sehen. Wir wissen jetzt, dass es weiter nichts ist als ein Überbleibsel des Ovarium, das sich ursprünglich bis zum Genitalporus erstreckte.

Neuerdings hat Huxley die Frage wieder aufgegriffen und die Peritonealtrichter von Osmerus (ihr Vorkommen bei allen Salmoniden scheint ihm unbekannt geblieben zu sein) von einem weiteren Gesichtspunkte aufgefasst, der wohl in folgendem Satze gipfelt: »it is obvious that, whatever their (der Peritonealtrichter) morphological nature, they are, in a physiological sense, oviducts, comparable to fallopian tubes. But every one who is familiar with the anatomy of the female reproductive organs of the ganoids, will at once perceive that these passages are the homologues of the oviducts of Acipenser, Polyodon, Polypterus, and Amia. Neither in structure, nor in their essential anatomical relations, is there any difference between them«[1].

Huxley's Auffassung spitzt sich mithin dahin zu, dass er zur Erklärung des Baues der weiblichen Geschlechtsorgane der Salmoniden von den Ganoiden ausgeht. Er will vier Stadien einer Fortentwicklung erkennen, die abzielt auf eine Scheidung der Oviducte von den Nierengängen. Am Anfang dieser Stufenleiter sollen die Sturiones und Lepidosteus stehen, wo die Nierengänge viel weiter sind als die Genitalgänge, sich aber sehr frühe, weit entfernt von der gemeinschaftlichen Ausmündung, mit denselben vereinigen.

Das zweite Stadium stellt Amia und Polypterus vor, wo die Oviducte viel weiter sind als die Ureteren und die Vereinigung beider sehr spät geschieht, in der Nähe der gemeinschaftlichen Ausmündung.

Alsdann soll Osmerus folgen. Die Scheidung der Oviducte und Nierengänge ist vollzogen. Nun heißt es bei Huxley weiter: »it follows that the arrangement of the parts which obtains in the ordinary Salmonidae is a fourth term in the same series; that is to say, the abortion of the oviducts commenced in Osmerus, is completed in Salmo«.

---

[1] Huxley, Proc. Zool. Soc. London 1883. pag. 136.

Es wird somit hier plötzlich ein neues Moment hineingetragen: ein Kleinerwerden, ein Verschwinden der Oviducte, während bisher nur von Scheidung der Nierengänge und Oviducte die Rede war. Will man aber das Verhalten der Oviducte selbst hinzuziehen, so passt die Stufenleiter Huxley's ganz und gar nicht mehr, denn wir sahen ja, dass im zweiten Stadium (Amia und Polypterus) die Oviducte gerade weiter wurden und selbständiger.

Doch habe ich noch weitere Bedenken gegen die Darlegung des hochgeschätzten Autors.

1) Zunächst giebt Huxley selbst an, dass Lepidosteus ein Ganoide sei, »with oviducts like those of the higher Teleostei«, was man in so fern wird unterschreiben wollen, als der Oviduct eine Fortsetzung ist des geschlossenen Eierstocks. Stand nun Lepidosteus in unserer ersten Stufenleiter auf der niedrigsten Stufe, so erhellt aus der Beziehung des Oviducts zum Ovarium, dass hier ein Verhalten vorliegt, das vergleichbar ist dem der Teleostei mit geschlossenem Ovarium, nicht aber mit dem der Salmoniden, mit ihrer typischen gefalteten Ovarialplatte.

2) Meiner Meinung nach spricht auch der Befund bei Mallotus ganz gegen die von Huxley vorgetragene Ansicht, da hier das Ovarium, durchaus nach dem Typus eines Salmoniden-Eierstocks gebaut, mit seiner hinteren Spitze in den Peritonealtrichter hineinragt. Eine Besonderheit, die bei Osmerus in so fern vorbereitet ist, als hier die Spitze des Eierstocks genau am Anfang des Peritonealtrichters liegt.

3) Das Band, das Rathke[1] von Salmo und Coregonus beschreibt, das wir als Fortsetzung des Mesovarium vom hinteren Ende des Ovarium in der Richtung zum Genitalporus verlaufen und kurz vor diesem den Peritonealtrichter bilden sahen, wurde von Rathke und Huxley als Rudiment eines Oviduct aufgefasst. Ich möchte es vielmehr für eine Andeutung dafür halten, dass früher das Ovarium bei allen Salmoniden oder deren stammväterlichen Formen bis in die Nähe des Anus verlief, wie dies noch der Fall ist bei Argentina silus und hebridica. Ich gehe hierbei aus von der Annahme, dass ursprünglich die Geschlechtsdrüse die ganze Leibeshöhle durchzog. Aus diesem Verhalten haben sich weiterhin die vier folgenden Zustände entwickelt:

a. Im unreifen Zustand besteht das Ovarium und Spermarium jederseits aus einem vorderen und hinteren Drüsenkörper.

[1] Rathke, Beiträge z. Geschichte der Thierwelt. 2. Abth. Halle 1824.

Beim reifen Männchen bleibt dies so, beim reifen Weibchen verschmelzen aber die beiden Stücke (Argentina silus und hebridica).

b. Rechts bleibt der hintere, links der vordere Drüsenkörper als einziges Spermarium resp. Ovarium bewahrt (Osmerus, Mallotus).

c. Nur der vordere Drüsenkörper ist beim Weibchen bewahrt, beim Männchen besteht aber das Spermarium jederseits noch aus einem vorderen und hinteren Stück. Das Mesovarium setzt sich als Band von Rathke fort bis zum Anus und weist noch an, wo früher das hintere Stück des Ovarium saß (Coregonus).

d. Männchen und Weibchen haben jederseits nur einen vorn gelegenen Drüsenkörper. Auch hier hat das Mesovarium eine bandartige Fortsetzung zum Ende der Bauchhöhle (Salmo).

Aus folgenden Thatsachen möchte ich Beweise für die hier vorgetragene Auffassung ableiten. Den primitivsten Zustand fanden wir bei Argentina. Dass Argentina auch übrigens noch ein primitiver Vertreter der Salmoniden ist, dürfte aus Folgendem hervorgehen: Argentina ist ein mariner Salmonide, der echter Tiefsee-Fisch ist, so selbst, dass er stets — in Folge verminderten Wasserdruckes — todt an die Oberfläche kommt. Sein Primordialcranium ist ausgiebiger entwickelt als bei anderen Salmoniden, die Pori abdominales sind außerordentlich groß.

Das Rathke'sche Band bei Coregonus und Salmo hat ferner den gleichen Lauf wie das Ovarium von Argentina, auch stimmt es ganz überein mit dem Band, das bei einem unreifen Weibchen von Argentina das vordere und hintere Ovarium verbindet.

Endlich meine ich in dem Verhalten des Spermarium einen Beweis zu sehen zu Gunsten meiner Ansicht, wesshalb denn auch in der obigen Stufenleiter die Männchen mit berücksichtigt wurden. Auch hier scheint mir der ursprüngliche Zustand ein die ganze Bauchhöhle durchziehendes Spermarium zu sein. Um eine größere Ausdehnung der länglich-spindelförmigen Schwimmblase zu gestatten, entwickelte sich hieraus jederseits ein vorderes und hinteres Stück, das je am spitzen Ende der Schwimmblase liegt, jedoch die größte Ausdehnung der Schwimmblase frei lässt.

Hierauf folgte die Entwicklung nur eines vorderen Drüsenkörpers jederseits bei Salmo. In einem Falle fand ich bei Salmo trutta rechts das Spermarium bis zum hinteren Ende der Bauchhöhle reichen; hier war es stark, mehr nach vorn nur sehr wenig entwickelt:

auch traf ich einmal bei Coregonus oxyrhynchus mehrere kleine Hodenlappen dem Theil des Vas deferens ansitzen, der sonst ganz frei das vordere und hintere Stück des Spermarium verbindet. Diese beiden Fälle lassen sich als atavistische ganz zu Gunsten meiner Ansicht auslegen.

Ich komme somit zum Schlusse, dass die Peritonealtrichter nicht im Sinne Huxley's als Reste von Oviducten zu betrachten sind und dass auch das »Band«, das Rathke von Coregonus und Salmo beschrieb, nicht als solcher Rest aufzufassen ist. Ich möchte in den Peritonealtrichtern ganz etwas Anderes sehen und sie zur Stütze der Ansicht gebrauchen, dass die Oviducte der Teleostei nichts mit Müller'schen Gängen zu thun haben, vielmehr Bildungen sui generis sind, wie dies Brock[1] und MacLeod[2] dargelegt haben und wofür ich[3] mich gleichfalls früher ausgesprochen habe.

Brock leitet den Teleosteer-Eierstock mit geschlossenem Ovarialkanal ab von einem Zustande, wie er sich bei Salmoniden und Muraeniden findet. Er stellt sich vor, dass der platte Eierstock derselben sich nach der lateralen, mit Keimepithel bedeckten Seite zusammenbiege und zuletzt mit den freien Rändern verwachse. »Wir bekommen so eine geschlossene Röhre, welche von dem jetzt ganz vom Peritonealepithel getrennten Keimepithel ausgekleidet wird; das ist aber der Grundtypus des Teleostier-Eierstockes mit Ausführungsgang . . .« »Durch Verlängerung nach hinten und Durchbruch in den Sinus urogenitalis würden dann auch nach dieser Richtung die bleibenden Verhältnisse hergestellt.« Brock sucht diese Auffassung weiterhin durch das Verhalten der hermaphroditischen Serrani und Spariden und durch den merkwürdigen Bau des Hodens der Lophobranchii zu stützen.

Zu Gunsten einer solchen Zusammenbiegung eines platten Ovarium zu einer Röhre möchte ich den Vorgang der Bildung des Ovarialkanals bei Lepidosteus anführen. Wie bei allen Ganoiden bleibend, ist auch bei Lepidosteus anfänglich das Ovarium eine Platte mit lateraler Keimepithel-Seite und medialer Peritonealepithel-Seite.

Nach Balfour's[4] Untersuchungen wird dies Ovarium nun da-

[1] Brock, Morphol. Jahrb. IV. 1878 und Mittheil. Zool. Station Neapel. Bd. II. 1881.

[2] MacLeod, Arch. d. Biologie. Vol. II. 1881.

[3] Max Weber, Üb. Hermaphroditismus b. Fischen. Nederl. Tijdschr. voor d. Dierkunde. 1885.

[4] Balfour and Parker, On the structure en developpement of Lepidosteus in: The Works of Balfour edit. by Foster and Sedgwick. pag. 820.

durch geschlossen, dass vom ventralen Rande der Ureierfalte eine Falte sich abhebt, umbiegt und dorsalwärts wächst und alsdann einer Peritonealfalte, die von der Dorsalwand der Leibeshöhle nach abwärts wächst, begegnet. Beide verschmelzen alsdann und bilden einen Kanal, dessen mediane Wand durch die Keimfalte gebildet wird, die laterale Wand unten durch die erstgenannte Falte, oben durch die Peritonealfalte. Wir haben also hier eine Umbiegung der Keimepithel-Seite zur Bildung eines röhrenförmigen Ovariums und weiterhin des Ovarialkanales, diese Umbiegung wird aber erst möglich durch Theilnahme einer Falte des Peritoneum, das hierbei eine große Rolle spielt.

Wie verhält sich nun die Ontogenie zu dieser Hypothese Brock's?

Nach MacLeod[1] sind die Anfangsstadien der Bildung des Ovarium der Teleostei in der Hauptsache dieselben wie bei den übrigen Vertebraten. Alsdann tritt aber auf der lateralen Fläche der Keimfalte, die durch ein Mesenterium an der Dorsalwand der Leibeshöhle aufgehängt ist, eine Furche auf, und zwar an dem Übergang des Peritonealepithels in das Keimepithel, die tiefer werdend sich endlich schließt zu einem Kanal, dem Anfang des Ovarialkanals. Auf diese Weise entsteht ein röhrenförmiges Ovarium, das sich anfänglich bis kurz vor den Anus erstreckt, zwischen Rectum und Vesica urinaria gelegen. Dahinter setzt sich die Peritonealhöhle in Gestalt zweier Kanäle fort, dorsal und seitlich vom Rectum gelagert, bis zur Ausmündung der Urethra. Diese Kanäle beginnen mithin unmittelbar am hinteren Ende der Geschlechtsdrüse.

MacLeod stellt sich nun den weiteren Verlauf der Entwicklung, den er aber wegen Mangels an Material nicht beobachten konnte, so vor. »L'extrémité postérieure du tube génital débouche donc dans les prolongements de la cavité du corps que nous avons décrits. Pour passer de là à l'état adulte, il suffit de supposer une simple soudure entre l'extrémité postérieure du tube génital et la paroi des canaux péritonéaux en question, la réunion de ces deux canaux sur la ligne médiane par leurs extrémités postérieures, et l'établissement d'une communication entre cette extrémité et l'extérieur, c'est-à-dire la formation d'un pore peritonéal.«

Sollte dem wirklich so sein, und der Plausibilität dieser Annahme steht wohl nichts im Wege, so wäre meiner Ansicht nach

[1] MacLeod, Arch. d. Biologie. T. II. 1881.

der Unterschied der Salmoniden von den übrigen Teleosteern in der Hauptsache darauf zurückzuführen, dass 1) bei den Salmoniden die »canaux péritonéaux« auf einem ursprünglichen Zustande stehen bleiben oder sich nur wenig von der Leibeshöhle differenziren und somit meine Peritonealtrichter bilden, während sie bei den übrigen Teleosteern zu deutlich differenzirten und von der Peritonealhöhle gänzlich abgeschlossenen Kanälen, den sogenannten Oviducten sich herausbilden.

2) Dass bei den Salmoniden die Keimfalte zu einem platten Ovarium auf sehr einfache Weise sich fortentwickelt, während bei den übrigen Teleosteern, durch Einfaltung oder Furchenbildung eingeleitet ein Ovarium entsteht mit centralem Kanal.

Mit Absicht sage ich Einfaltung oder Furchenbildung; denn wenn auch MacLeod für eine Anzahl Fische nachgewiesen hat, dass es wirklich Furchenbildung ist, die den Ovarialkanal entstehen lässt, so ist es doch sehr gut möglich, dass bei anderen wirklich ontogenetisch noch Einfaltung einer der Wege war, die das Organ durchlief in der phylogenetischen Entwicklung.

Der Schluss, zu dem wir geführt werden, ist mithin der, dass ganz allgemein die sogenannten Oviducte der Teleostei eigentlich den Namen Oviducte nicht verdienen, in so fern man darunter bei Vertebraten Kanäle versteht, die aus den Müller'schen Gängen sich bildeten. Die Eileiter der Teleostei haben aber mit Müller'schen Gängen nichts zu thun. Sie sind vielmehr Bildungen sui generis, abgeschnürte Theile des hinteren Endes der primitiven Bauchhöhle. Geschah diese Abschnürung nur sehr unvollständig, so resultirte hieraus der Peritonealtrichter der Salmoniden; geschah sie vollständiger so bildete sich der »Oviduct« der übrigen Teleostei. Je nach dem Ausmaß des Ovarium ist derselbe länger oder kürzer, bei Zoarces und Cyclopterus lumpus z. B. besteht er kaum. Hier schließt sich das Ovarium sofort an den Porus genitalis an. Dieser Geschlechtsporus, durch den die Eier entleert werden, ist bei den Teleostei mit geschlossenem Ovarium homolog mit dem Porus genitalis der Salmoniden.

Bedeutung der Pori abdominales.

Die Zusammenstellung der historischen Entwicklung unserer Kenntnis von den Abdominalporen lehrte uns, dass die Ansichten

über dieselben so sehr aus einander laufen, dass man dieselben unter fünf Rubriken bringen kann.

Kurz zusammengefasst ist der Sachverhalt dieser: Carus entdeckte beim männlichen Salmo fario zwei neben dem Anus gelegene Poren. Vom Weibchen kannte er sie nicht, wohl aber einen »Porus genitalis« zwischen After und Porus urethralis. Er gerieth jedoch in Widersprüche. Vielleicht war Wagner der richtigen Erkenntnis gleich nahe.

Nicht unwahrscheinlich ist es, dass aus dieser halben Erkenntnis, die von Anfang an nicht frei von Widersprüchen war, sich allmählich die verschiedenen Meinungen entwickelt haben, die man für die Salmoniden, wie oben angedeutet, unter fünf Rubriken bringen kann.

1) Jederseits neben dem Anus findet sich ein Porus, durch den die Eier entleert werden. Dieser Meinung sind Cuvier und Valenciennes, Duvernoy, van der Hoeven, Bergmann und Leuckart (die drei letztgenannten lassen auch den Samen hierdurch entleert werden).

2) Einen Porus hinter dem After, der nur beim Weibchen vorkommt und durch den die Eier entleert werden, nehmen an J. Müller, Vogt und Pappenheim, Milne Edwards, Gegenbaur, Günther, Claus, Brock, MacLeod, Huxley.

3) Zwei asymmetrische Poren, und zwar nur beim Weibchen, der eine neben, der andere hinter dem After, wodurch die Eier entleert werden: Bridge.

4) Zwei »Pori abdominales« hinter dem Anus und daneben ein Porus urogenitalis: Wiedersheim.

5) Die weiblichen Salmoniden besitzen Tuben, wodurch die Eier abgeführt werden, keine Pori abdominales: Hyrtl, Stannius.

Mit Absicht habe ich Ayers nicht genannt, da mir seine Abhandlung[1] nicht in allen Theilen deutlich geworden ist. Hält man sich an einen Theil seiner Figuren (1, 2, 3, 4, 6, 7), so findet man Zeichnungen bald vom rechten, bald vom linken »Peritonealkanal«, der mithin doppelt, rechts und links auftritt. Diese beiden Kanäle vereinigen sich nun hinter dem After, um durch einen Porus nach außen sich zu öffnen, sobald der Fisch ein gewisses Maß oder eine gewisse Entwicklung seiner Geschlechtsorgane erreicht hat. Wenn dies die richtige Auffassung ist, so haben wir es hier zu thun mit dem was ich Peritonealtrichter und Porus genitalis genannt habe.

[1] Ayers, Morphol. Jahrb. Bd. X. 1885.

Ist dies so, dann kennt Ayers die Pori abdominales nicht. Dem steht aber wieder gegenüber, dass er auf Fig. 5 die Analgegend eines embryonalen Lachses abbildet, wo seitlich und hinter dem Anus zwei Poren dargestellt sind. Da hier außerdem nur noch ein medianer Porus gezeichnet ist, der mit »*u* Harnröhre« angedeutet ist, so vermuthe ich, dass hier ein Männchen vorlag mit einem Porus urogenitalis, und dass die beiden Poren wirklich echte Abdominalporen waren.

Unter diesen Umständen ist es nicht unwahrscheinlich, dass hier eine Verwirrung Platz gegriffen habe und das eine Mal der Porus genitalis plus Peritonealtrichter, das andere Mal die eigentlichen Pori abdominales beschrieben wurden, das eine Mal ein Weibchen, das andere Mal ein Männchen. Dies konnte um so leichter geschehen, als das Geschlecht der untersuchten Thiere nicht festgestellt wurde.

Wie dem nun auch sein mag, jedenfalls fanden wir, dass bei der Mehrzahl der Salmoniden, außer dem hinter dem Anus liegenden Porus genitalis (Weibchen), wodurch die Eier entleert werden, oder dem Porus urogenitalis (Männchen), — neben dem Anus ein Paar Poren liegt, die allein den Namen Pori abdominales verdienen.

Es fragt sich nun was die Bedeutung dieser Poren ist; zunächst ihre physiologische. Positiv kann ich hierauf nur die eine Antwort geben, dass sie mit der Entleerung von Geschlechtsprodukten nichts zu thun haben. Dies verdient betont zu werden, da abgesehen von älteren Angaben auch noch in jüngster Zeit den Abdominalporen diese Aufgabe zugeschrieben wurde.

So heißt es bei Ayers[1]: »Dass die Pori abdominales bei gewissen Fischen (Cyclostomen, Salm, Mormyrus etc.) in direkter Beziehung zum Geschlechtsapparat stehen, d. h. als Ausführwege der Geschlechtsprodukte dienen, ist bekannt.« Dies ist aber nur für Cyclostomen richtig. Denn nehmen wir an, dass Ayers anlangend den Salm, unseren Porus genitalis im Auge hatte, der ja thatsächlich der Ausführweg der Eier ist, so ist er das doch auch nur für die Eier; das Sperma wird durch den Porus urogenitalis entleert, der natürlich niemals Porus abdominalis genannt werden kann, da er gar nicht in die Bauchhöhle sondern in das Vas deferens und in die Ureteren führt. Mormyrus endlich hat neben Geschlechtsgängen, die die Geschlechtsstoffe nach außen bringen, hinter dem

[1] Ayers, Morphol. Jahrb. Band X. 1885. pag. 348.

Anus ein Paar Poren, die diese Funktion nicht ausüben und daher echte Pori abdominales sind.

Die Behauptung von Bridge[1]: »In the Salmonidae the pores are only present in the females of the genus Salmo, and their presence is correlated with the absence of oviducts, in the male Salmo there are no pores, but the testes have proper efferent ducts«, ist in jeder Beziehung unrichtig. Zunächst finden sich die Poren nicht allein beim Genus Salmo. Ich konstatirte dieselben außer bei Salmo salar, Salmo fario, Salmo trutta, bei Argentina silus, Argentina hebridica, Coregonus oxyrhynchus, Coregonus lavaretus. Andere Genera wie Thymallus konnte ich nicht untersuchen. Bei Mallotus und Osmerus fehlten sie. Zweitens sind die Poren nicht auf das Weibchen beschränkt. Wenn das Weibchen sie besitzt, hat auch das Männchen sie. Dass Bridge endlich bei Salmo salar die Abdominalporen asymmetrisch gelagert sein lässt, wurde schon früher als unrichtig zurückgewiesen.

Kommen wir zum Schlusse, dass die Abdominalporen bei den Salmoniden nichts zu thun haben mit dem Geschlechtsapparat, so möchte ich ferner behaupten, dass sie auch früher zu demselben in keinerlei Beziehung standen. Denn die Annahme etwa, dass ursprünglich die Geschlechtsstoffe durch die Pori abdominales entleert wurden und dass erst später der Porus genitalis (Weibchen) resp. der Porus urogenitalis (Männchen) sich entwickelte, um mit der Ausführung der Geschlechtsstoffe betraut zu werden, ist durch nichts zu stützen.

Wagner[2] hat bereits darauf gewiesen, dass die Abdominalporen der Störe und Salme vielleicht zur Aufnahme von Wasser in die Bauchhöhle verwendet würden. Auch Ayers[3] spricht die Vermuthung aus, dass hierdurch vielleicht Exkretionsprodukte der Bauchhöhle nach außen entleert werden. Diese Fragen führen uns auf einen anderen Punkt. Auf die Frage nach der morphologischen Bedeutung der Pori abdominales.

Man muss da zwei Thatsachen im Auge halten, die vielleicht einen Fingerzeig geben. Zunächst die, dass die Pori abdominales einfache, meist spaltförmige Öffnungen sind, entstanden dadurch, dass unter Verdünnung des mesodermalen Theiles der perianalen

---

[1] Bridge, Journ. of anat. and physiology. XIV.
[2] Wagner, Lehrb. d. Anat. d. Wirbelthiere. 1843.
[3] Ayers, Morphol. Jahrb. Bd. X. 1885. pag. 348.

Hautdecke, Peritonealepithel an ektodermatisches grenzt, ohne jede weitere Komplikation. Ferner die Thatsache, dass auf die eben genannte Weise eine direkte Kommunikation zwischen Außenwelt und Bauchhöhle zu Stande kommt, die keine andere ersichtliche Funktion hat als eben nur diese Kommunikation zu bewerkstelligen.

Will man die These gelten lassen, dass eine schlechte Hypothese besser ist als keine, dann möchte ich die Möglichkeit offen halten, dass die Pori abdominales Überbleibsel sind von einem letzten Paar Segmentalgängen.

Balfour[1] hat bereits auf eine derartige Ansicht hingewiesen, aber in einem ganz anderen Sinne, indem er nur den hinter dem Anus liegenden Porus genitalis kannte, denselben aber Porus abdominalis nannte. Meine Vergleichung steht aber jetzt auf anderen Füßen.

In erster Linie meine ich deutlich gemacht zu haben, dass der Porus genitalis der Salmoniden homolog ist dem Porus genitalis der übrigen Teleostei mit geschlossenem Ovarium, auch halte ich hiermit homolog den Porus genitalis der Muraeniden und Cyclostomen.

Von Abdominalporen dürfen wir mithin nur sprechen bei einem Theil der Salmoniden und einigen mit diesen verwandten kleinen Gruppen, ferner bei Holocephali, Selachii, Ganoidei und Mormyrus. Es sind dies Öffnungen, die mit der Entleerung von Eiern nichts zu thun haben und bald neben dem Anus (Spatularia, Amia, Salmonidae) bald hinter dem Anus aber vor der Ausmündung der Geschlechtsgänge liegen (Chimaera, Mormyrus, Acipenser), bald hinter oder zur Seite der Urogenitalöffnung (Selachii, Ceratodus).

Trotz dieser verschiedenen Lage möchte ich alle diese Poren für homolog halten. Dies ist ein Gedanke, der hier nicht zum ersten Male ausgesprochen wird, der aber hier wohl eine andere Tragweite hat als bei früheren Autoren: denn

1) zähle ich die Cyclostomen und Muraenidae nicht mit, da ich deren Poren, die Geschlechtsöffnungen sind, nicht als Abdominalporen auffasse,

2) sind von mir echte Abdominalporen bei Salmoniden gefunden, die allein vergleichbar sind den Abdominalporen der Selachii, Ganoidei, Holocephali und Mormyridae, was bei dem bisher einzig bekannten Porus genitalis der Salmoniden nicht der Fall war.

---

[1] Balfour, Comparative Embryology. Vol. II. pag. 514.

Letzteres hat denn auch Huxley[1] schon deutlich genug ausgesprochen, wenn er von den Salmoniden sagt, »the so-called ‚abdominal pore' which, it will be observed, is the homologue of halfe of the urogenital opening of the Ganoids, and has nothing to do with ‚abdominal pores' of these fish and of the Selachians«.

Ich komme somit zum Schlusse, dass der Porus genitalis der weiblichen Salmoniden homolog ist mit dem gleichen Porus der übrigen Teleostei mit geschlossenem Ovarium, dass aber die Pori abdominales der männlichen und weiblichen Salmoniden homolog sind den gleichen Poren der Holocephali, Elasmobranchii, Ganoidei und Mormyridae. Vielleicht dürften diese Abdominalporen als rudimentäre Öffnungen von Segmentalgängen betrachtet werden.

Für rudimentär möchte ich sie halten, da sie sehr verschiedenartig auftreten können: bald fehlen sie ganz (Osmerus, Mallotus), bald nur einzelnen Individuen einer Thierart, wo sie gewöhnlich sich finden (Salmo, Coregonus), oder sie kommen nur an einer Seite vor (Salmo, Coregonus, Argentina). Diese Verschiedenheiten finden sich nicht nur bei Salmoniden sondern auch bei Elasmobranchii; sie haben auch wohl Anleitung gegeben zu so verschiedener Beurtheilung dieser Theile.

Die Abdominalporen sind mithin ein Erbstück, das die Salmoniden aus ursprünglicheren Verhältnissen mit hinüber gerettet haben, eben so wie ja auch das Ovarium einen ursprünglichen Bau bewahrt hat.

Zusammenfassung und Schluss.

Wenn ich schließlich die Resultate dieser Untersuchung zusammenfasse, so dürften als wichtigste die folgenden bezeichnet werden.

1) Bei Salmonidae findet sich beim Weibchen zwischen Anus und Porus urethralis ein Porus genitalis, durch den allein die frei in die Bauchhöhle gefallenen Eier entleert werden. Stets kommunicirt dieser Porus genitalis mit der Bauchhöhle und zwar meist so, dass ein Theil der Bauchhöhle durch zwei Peritonealtrichter von der übrigen Bauchhöhle abgegrenzt wird. Dorsalwärts vom Rectum vereinigen sich diese beiden Peritonealtrichter zu einer gemeinschaftlichen Kammer, die durch den Porus genitalis nach außen ausmündet.

2) Der Porus genitalis der Salmoniden ist das Homologon des

[1] Huxley, Proc. Zool. Soc. of London. 1883. pag. 132.

Porus genitalis aller übrigen Teleostei, deren Ovarium einen Ausführungsgang hat.

3) Die Peritonealtrichter sind Falten des Peritoneum, Fortsetzungen des Mesovarium, die in einzelnen Fällen (Mallotus, Osmerus z. Th.) das hintere Ende des Ovarium umgreifen oder wenigstens verhältnismäßig weit nach vorn sich erstrecken können. Sind Peritonealtrichter vorhanden, so müssen die Eier dieselben stets passiren, um durch den Porus genitalis entleert zu werden.

4) Ich halte die Peritonealtrichter für inkomplet homolog mit den Oviducten der Teleostei mit sogenannt geschlossenem Ovarium, beide aber für nicht homolog den Oviducten der übrigen Vertebraten. Ich betrachte demnach weder die Peritonealtrichter noch auch die obengenannten Oviducte der Teleostei als Müller-sche Gänge oder Derivate derselben. Somit verdienen die Oviducte der Teleostei eigentlich nicht diesen Namen sondern sind Bildungen sui generis.

5) Der primitive Zustand der Ovarien der Salmoniden war vermuthlich so, dass dieselben von vorn bis zum Anus durchliefen, daraus lassen sich die verschiedenen Zustände der Ovarien erklären, die oben näher besprochen wurden.

6) Bei den Männchen der Salmoniden haben die Spermaria, die zuweilen jederseits aus einer vorderen und hinteren Portion bestehen, stets Vasa deferentia, die sich mit den Ureteren vereinigen, um gemeinschaftlich durch einen Porus urogenitalis auszumünden, genau so wie bei anderen Teleostei.

7) Bei vielen Salmoniden findet man, und zwar bei Männchen sowohl als bei Weibchen, neben dem Anus paarige Poren: echte Abdominalporen, die mit der Entleerung der Eier nichts zu schaffen haben, dagegen eine direkte Kommunikation der Außenwelt mit der Bauchhöhle zu Stande bringen. Bei Fischen, wo sie in der Regel vorkommen, können sie bei einzelnen Individuen ganz oder wenigstens einseitig fehlen. In diesem Falle kann man aber meist die Stelle ausfindig machen, wo sie eigentlich sitzen müssten, indem hier die Haut stark verdünnt ist und meist sich hervorwölben lässt bei Einblasen von Luft z. B. in die Bauchhöhle.

8) Ich halte diese Abdominalporen für rudimentäre Theile, vielleicht für Überbleibsel von Segmentalgängen; für ein Erbstück von früheren ursprünglichen Zuständen. Ich sehe in ihnen Homologa der Abdominalporen der Holocephali, Elasmobranchii, Ganoidei und Mormyridae.

9) Die sogenannten Abdominalporen der Cyclostomen aber und Muraenidae möchte ich nicht als solche betrachtet wissen, sie vielmehr dem Porus genitalis der Salmoniden und übrigen Teleostei vergleichen.

Amsterdam, im September 1886.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXI.

Wiederholt gebrauchte Bezeichnung:

A Anus,
p.a Porus abdominalis,
p.g Porus genitalis des Weibchen,
p.u Porus urethralis des Weibchen,
p.ug Porus urogenitalis des Männchen,
D Darm,
P.T Peritonealtrichter.

Fig. 1. Argentina silus, junges, unreifes Weibchen. Hinterer Theil der Bauchhöhle, weit geöffnet vorgestellt, mit Darmkanal, Ovarien und Peritonealtrichter in ihrer Lage.
O vorderes Ovarium, oben abgeschnitten,
O_1 hinteres Ovarium, an demselben Mesovarium hängend wie das vordere. Das Blutgefäß für die Ernährung des hinteren Ovarium ist eine Fortsetzung des Gefäßes, das zum vorderen geht.
P.T Peritonealtrichter, besonders deutlich, da die laterale Bauchwand nach außen gezogen ist.
Die Pori abdominales waren an dem Objekte, das vorlag, nicht groß.

Fig. 2. Argentina hebridica. Männlicher Geschlechtsapparat in natürlicher Größe, von einem nahezu geschlechtsreifen Individuum.

Fig. 3. Argentina hebridica. Hintere Bauchfläche von einem weiblichen Individuum in natürlicher Größe.

Fig. 4. Argentina hebridica. Hintere Bauchfläche von einem männlichen Individuum in natürlicher Größe.

Fig. 5. Coregonus oxyrhynchus. Männlicher Geschlechtsapparat eines erwachsenen Individuums in natürlicher Größe.
Das linke vordere Spermarium *L* bietet dem Beschauer seine laterale Fläche, das rechte vordere *R* seine mediane Fläche dar.
v.d Vas deferens,
r rechtes hinteres Spermarium, wenig nach außen gewendet.
l linkes hinteres Spermarium in natürlicher Lage.

Fig. 6. Salmo salar. Analgegend eines weiblichen Exemplares von 92 cm Länge in natürlicher Größe.

Fig. 7. Coregonus oxyrhynchus. Durchschnitt durch die Leibeshöhle eines weiblichen, vollkommen geschlechtsreifen Exemplares, ein wenig kopfwärts vom Anus.

A Enddarm,

T.T' die beiden Peritonealplatten der Peritonealtrichter, die hier schon zu der gemeinschaftlichen dorsal vom Anus gelegenen Kammer verschmolzen sind.

p.g bedeutet hier den Zugang zum Porus genitalis,

p.a das spitze Ende des Theiles der Leibeshöhle, der jederseits begrenzt wird durch Enddarm, Bauchwand und Fläche des Peritonealtrichters und durch die Pori abdominales nach außen mündet.

u Vesica urinaria, gleichfalls quer durchschnitten.

Die darunter liegende Wirbelsäule ist entfernt.

Fig. 8. Mallotus villosus. Analgegend eines Männchen in natürlicher Größe.

h Hautfalte, die jederseits zur Seite geschoben ist, um die Analgegend sichtbar zu machen.

l Hautleiste, die zum Anus zieht,

p.ug Papille, die den Porus urogenitalis trägt,

p ein Paar halbkugelförmige Hautverdickungen.

Fig 9. Mallotus villosus. Weiblicher Geschlechtsapparat eines erwachsenen, unreifen Weibchens.

o.s linkes Ovarium,

o.d rechtes Ovarium. Beide ragen mit ihrem Hinterende (*o's* und *o'd*) in den großen Peritonealtrichter hinein.

Fig 1

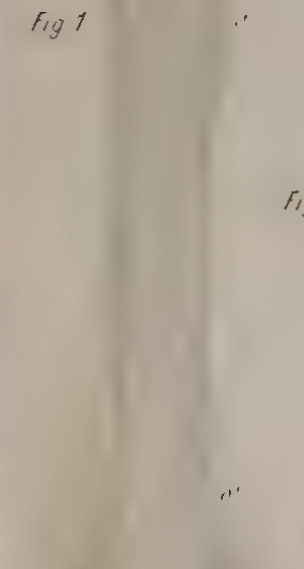


Fig 2

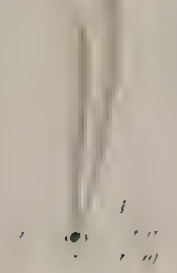


Fig 3

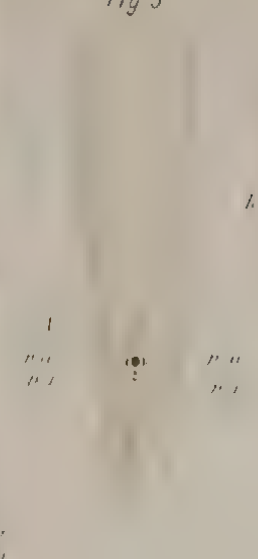


Fig 5

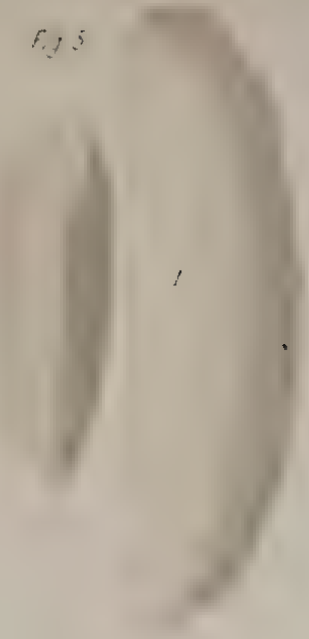


Fig 4

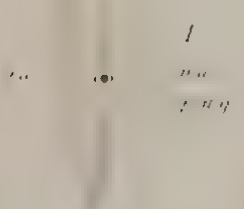


Fig 8

Fig 9

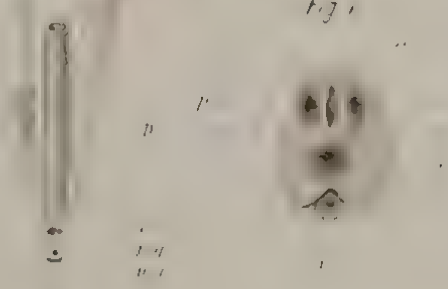


Fig 6

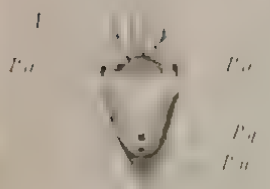


Fig 7

Verlag von Wilh. Engelmann in Leipzig

Fortbildung und Umbildung des Ellbogengelenks während der Phylogenesis der einzelnen Säugethiergruppen.

Von

Gustav Tornier.

Mit zwei Holzschnitten.

Es ist eine bekannte von Humphry [1], Waterhouse [2] und vielen anderen Forschern erwähnte Thatsache, dass bei den Monotremen Radius und Ulna sich nicht kreuzen, sondern in der Art wie bei niederen Landwirbelthieren parallel einander verlaufen, so dass sie, wenn das Ellbogengelenk von der Kopfseite des Thieres betrachtet wird, hinter einander gelegen sind, der vorn (d. h. kopfwärts) liegende Radius die hinten (d. h. schwanzwärts) liegende Ulna verdeckt. Ferner hat bereits Meckel [3] konstatirt, dass bei den Monotremen die zur Artikulation mit dem Humerus bestimmten Gelenkflächen des Radius und der Ulna zwei hinter einander liegende, eng an einander schließende und daher in einander übergehende Facetten sind, welche als Abschnitte einer einzigen, die Epiphysen beider Knochen überziehenden Gelenkfläche angesehen werden können, und dass beide Unterarmknochen auf ein und derselben konvexen Gelenkfläche des Humerus artikuliren, deren kopfwärts gerichteter, vorderer horizontaler Theil durch den Radius, der hintere, schwanzwärts gerichtete, vertikale Theil von der Ulna eingenommen

[1] Observations on the limbs of vertebrate animals pag. 8.

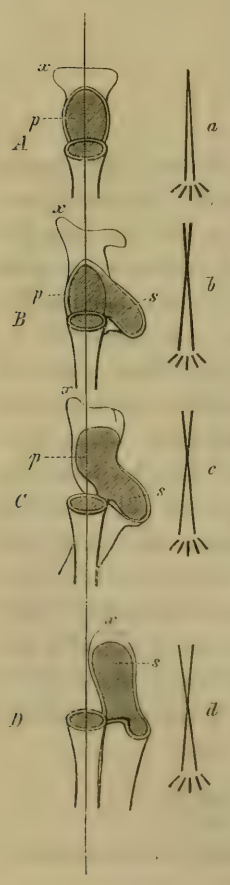
[2] A natural history of the Mammalia Vol. V. pag. 20.

[3] System der vergl. Anat. Bd. I, pag. 370 und: Beiträge zur vergleichenden Anatomie. pag. 75.

wird. Es umschließt bei diesen Thieren also die Ulna mit ihrem vorderen Rand völlig den hinteren Rand des Radiuskopfes, der somit gleichsam in die Ulna eingebettet erscheint. Die senkrechte Stellung der ulnaren Gelenkfläche für den Humerus ist eine Folge der Verlängerung der Ulna zu einem Olekranon, das senkrecht am Humerus emporsteigt und zur Entstehung einer entsprechenden Gelenkfläche Veranlassung giebt (Fig. I *A*).

Liegt bei den Monotremen das terminale Segment der vorderen Gliedmaßen, wie gewöhnlich pronirt dem Boden auf, und zwar so, dass seine Längsachse parallel der Wirbelsäulen-Längsachse liegt, so kreuzen sich die beiden Knochen des Unterarms nicht, sondern deren Längsachsen bilden einen spitzen Winkel, dessen Scheitel im Ellbogengelenk gelegen ist (Fig. I *a*).

Fig. I.



Das Charakteristische im Ellbogengelenk der Monotremen ist also, dass in demselben Radius und Ulna hinter einander von vorn nach hinten liegen und auf ein und derselben konvexen Facette des Humerus artikuliren.

Die bei den Monotremen vorhandene Ulnarfacette ist völlig intakt und mit allen charakteristischen Merkmalen versehen auch bei den Beutelthieren vorhanden (Fig. I *B. p*). Sie erscheint auch hier gleichsam als hintere Fortsetzung der konkaven Radiusfacette und artikulirt mit demselben auf ein und derselben konvexen Humerusfläche, wobei sie den hinteren Rand des Radiuskopfes umschließt; außerdem aber trägt die Ulna der Beutelthiere unmittelbar neben dieser primären Gelenkfläche auf der medialen Seite des Knochens eine zweite, durch eine scharfe grätenartige Erhebung von der vorigen abgegrenzte Gelenkfläche, welche sich an der Medianseite des Radius, an diesem vorbei und entlang nach vorn schiebt, so dass ihr vorderer Rand mit dem entsprechenden Rande des Radius in einer Ebene liegt und dessen medialer Saum mit ihr artikulirt (*s*). Diese

sekundäre, gleichfalls konkave Facette der Ulna gelenkt selbständig auf einer nur für sie allein bestimmten Erhebung des Humerus, sie ist entstanden durch die Verbreiterung des die primäre Gelenkfläche der Ulna umsäumenden Knochenrandes (Fig. *I B. s*).

Die Ulna der Beutelthiere besitzt also zwei vollständige, von einander getrennte Gelenkflächen für den Humerus: eine laterale (primäre), welche von den Monotremen auf sie vererbt worden ist, und mit dem Radius gemeinsam auf derselben Facette des Humerus artikulirt und eine zweite sekundäre, mediane, als Anhang am Körper der Ulna neu entstandene, die eine eigene Gelenkfläche am Humerus besitzt. Sie liegt neben dem Radiuskopf, mit dessen medialer Seite sie artikulirt.

Liegt die Hand der Beutelthiere pronirt dem Boden auf, so dass ihre Längsachse parallel der Körperachse verläuft, so kreuzen sich auch bei den Beutelthieren die Längsachsen der Unterarmkomponenten nicht, denn der Körper der Ulna und eben so das Olecranon liegen hinter der primären Gelenkfläche, die Sagittalachse der Ulna schneidet diese. Allerdings ragt die sekundäre »Anhangs«-Facette über den Radius medianwärts hinaus und schiebt sich an demselben vorbei, leitet also die Kreuzung der beiden Knochen ein (Fig. II *b*).

Während bei allen Beutelthieren die sekundäre Gelenkfläche der Ulna geringe Größe besitzt und kleiner ist als die primäre, hat sie bei den niederen Placentalthieren (Fig. I *C. s*) eine sehr bedeutende Größenzunahme erfahren und ein vollständiges Übergewicht über die letztere erlangt. Die primäre Facette ist nämlich in ihrem unteren Theile nahezu völlig atrophirt, so dass der Kopf des Radius, welcher früher von ihr völlig eingeschlossen war, jetzt mit seiner lateralen Hälfte frei liegt. Die obere Hälfte der primären Ulnarfacette, welche als deren »Olecranon«-Hälfte aufgefasst werden kann, bleibt erhalten und artikulirt mit ihrem geringeren äußeren Theil auf derselben Humerusfacette wie der Radius; in ihrer Gesammtheit ist sie aber am Humerus medianwärts fortgerückt, so dass ihr größerer innerer Theil am Humerus über und zwischen den beiden Ulnarfacetten artikulirt.

Wenn gleich die sekundäre Ulnarfacette bei den niederen Placentalthieren das Übergewicht über die primäre besitzt, so erscheint sie doch auch hier noch als deutlicher Anhang am Körper der Ulna, doch geht hier die Sagittalachse der Ulna nicht mehr durch die primäre Facette, sondern verläuft zwischen beiden Gelenkflächen.

Mit Ausnahme des Menschen und der Anthropomorphen, die ich

desshalb als die höheren Placentalthiere bezeichne, besitzen sämmtliche Placentalthiere (einschließlich der geschwänzten Affen [1]) diese Form des Ellbogengelenks. Der Typus des Gelenks findet sich jedoch nur bei den mit Pro- und Supination begabten Individuen, während besonders bei den extremen Läufern, die beide Gliedmaßenpaare zur Fortbewegung benutzen, das Gelenk eine höchst charakteristische Umwandlung erfährt, auf die ich später zurückkomme.

Liegt bei den niederen Placentalthieren die Hand in Pronation, so kreuzen sich die beiden Unterarmknochen in ihrem oberen Theil (Fig. I *c*).

Beim Menschen hat die korrelative Umwandlung der beiden Ulnarfacetten ihren höchsten Grad erreicht. Die primäre Ulnarfacette fehlt ganz, der Radius, welcher bei den niederen Placentalthieren noch mit einem geringen Theil der Ulna auf derselben Humerusfacette artikulirte, gelenkt jetzt ganz allein auf der konvexen lateralen Facette des Humerus. Nur die sekundäre Gelenkfläche der Ulna ist vorhanden, sie hat ihre auf der medialen Seite des Ellbogengelenks neben dem Radius liegende Konkavität stärker ausgebildet, und es artikulirt mithin die Ulna allein auf einer besonderen Gelenkfläche der Innenseite des Ellbogengelenks neben dem Radius. — Das Olekranon ist gleichfalls ganz nach innen, median gerückt und seine Artikulationsfläche erscheint hier als direkter Fortsatz der ursprünglich sekundären Ulnarfacette, die jetzt nicht mehr als Anhang am Körper der Ulna erscheint, sondern völlig von demselben umschlossen ist. Die Sagittalachse der Ulna schneidet jetzt diese Facette der Länge nach (Fig. I *D. s*).

Liegt die Hand in Pronation, so schneiden sich die Längsachsen der Unterarmknochen, falls nicht anderweitige Krümmungen desselben auftreten, in ihrem mittleren Theil (Fig. I *d*).

Zu derselben Zeit, in welcher die Ulna durch Ausbildung einer neuen, und durch korrelatives Verringern ihrer primären Facette am Humerus aus ihrer ursprünglichen Lage fortrückt, erleidet ihr Körper eine Drehung von 90° um seine Längsachse. Dies lässt sich leicht osteologisch konstatiren. Es giebt an der Ulna eine scharf ausgeprägte Kante, welche bei allen Säugethieren vorhanden ist, und von der Spitze des Olecranon zum Processus styloideus verläuft (Fig.

[1] Lucä. Statik u. Mechanik der Quadrupeden, beschreibt deren Ellbogengelenk sehr ausführlich.

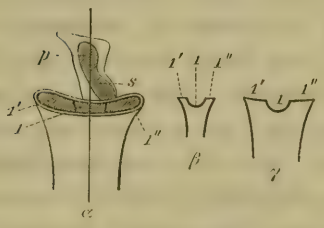
I *x*). Diese Kante liegt bei den Monotremen ganz auf der lateralen Seite; bei den Beutelthieren etwas weniger lateral und mehr nach hinten gerückt; bei den niederen Placentalthieren in der Mitte zwischen lateral und dorsal, beim Menschen und den Anthropomorphen ganz dorsal. Eine entsprechende Bewegung macht der Processus styloideus. Bei den Monotremen fehlt er, bei den Beutelthieren liegt er lateral und mehr auf der Vorder- als Rückseite der Ulna; bei den niederen Placentalthieren zwischen beide Seiten; beim Menschen ganz auf der Rückseite.

Die Fortbildung des Ellbogengelenks in der Phylogenesis der Säugethiere ist also kurz folgende: Die Ulna, die ursprünglich völlig hinter dem Radius liegt und mit ihm auf ein und derselben konvexen Gelenkfläche des Humerus artikulirt, und zwar so, dass sie deren hinteren vertikalen, der Radius dessen vorderen, horizontalen Theil einnimmt (Monotremen), verbreitert ihren medialen Rand zu einer neuen Facette, welche sich zugleich nach vorn und neben den medialen Rand des Radius schiebt, und eine selbständige Artikulation am Humerus hat (Beutelthiere); diese neu entstandene mediale Ulnarfacette nimmt beständig an Größe zu, während die ursprüngliche laterale Facette der Ulna an Größe abnimmt und ihr oberer Olekranontheil medianwärts fortrückt. Es tritt während dieser Weiterentwicklung ein Stadium ein, in welchem nur noch der obere Theil des Olekranonfortsatzes der Ulna mit dem Radius auf ein und derselben Humerusfacette artikulirt (niedere Placentalthiere); endlich verschwindet die ursprüngliche laterale Facette der Ulna ganz, und die sekundäre, neu entstandene erreicht das Maximum ihrer Entwicklung. Das Olekranon hat seine Gelenkfläche ganz senkrecht über ihr. Bei Abschluss dieses Entwicklungsstadiums liegt die proximale Epiphyse der Ulna auf der medialen Seite des Radius und neben ihm und hat eine selbständige Gelenkfläche am Humerus, während der Radius auf der Außenseite des Humerusgelenkes liegt und ebenfalls auf einer nur ihm angehörigen (der ursprünglich beiden Unterarmknochen gemeinsamen) Gelenkfläche artikulirt (Homo, Anthropomorphen). Während dieser Entwicklung dreht sich der Körper der Ulna fortschreitend in einem Winkel von 90° um seine Längsachse, wodurch die ursprünglich ganz lateral liegende Crista olecrano-styloidea und der Processus styloideus selbst ganz auf die Hinter- und Rückseite des Knochens gelangen.

Welche Ursachen diese Fortbildung des Ellbogengelenks herbeigeführt haben, werde ich in einer späteren Arbeit klarlegen.

Es bedarf jetzt noch eines kurzen Hinweises auf die Umbildung, welche das Ellbogengelenk bei allen, mit beiden Extremitätenpaaren auftretenden, zu extremen Lauforganismen umgestalteten niederen Placentalthieren erfährt (Perissodactyla, Artiodactyla, Caniden, Hyaeniden, mehrere Nagerfamilien). Ich schicke hierbei voraus, dass bei all diesen Individuen eine korrelative Größenänderung der beiden Unterarmknochen eintritt, und zwar nimmt der Radius eben so viel an Größe zu, wie die Ulna an Größe verliert. Die Größenzunahme des Radius betrifft aber nicht gleichmäßig alle Theile desselben, denn, während bei den mit Pro- und Supination begabten Individuen, die als Stammeltern der extremen Läufer anzusehen sind, der Radius eine kreisrunde, von schmalem Knochensaum umgebene, konkave Gelenkfläche zur Artikulation mit dem Humerus besitzt, deren Sagittaldurchmesser ungefähr gleich dem transversalen ist, überwiegt bei den extremen Läufern (Equiden z. B. [1]) der letztere bedeutend den ersteren. — Dieses Wachsthum des Radius im Transversaldurchmesser geschieht dadurch, dass die Urfacette des Radius (Fig. II *1*) völlig intakt erhalten bleibt, sich aber nicht vergrößert, dagegen dehnt sich der mediale und laterale Theil des diese Urfacette des Radius umgebenden Knochensaums mehr und mehr aus und nimmt endlich die Form von Gelenkflächen an (*1'* und *1''*). Auf diese Weise entstehen zwei neue Facetten am Radius, welche ich laterale und mediale Randfacetten desselben nennen will. Die beiden Randfacetten liegen in Folge ihrer früheren Bestimmung höher als die Urfacette des Radius und in Folge dessen erscheint die Gelenkfläche des Radius bei dem extremen Lauforganismus, in ihrer Gesammtheit betrachtet, deutlich dreitheilig.

Fig. II.



Es giebt eine Anzahl von niederen Placentalthieren, welche neben einander gestellt dieses Randwachsthum des Radius in seinen einzelnen Stadien genau erkennen lassen.

Die Ausdehnung der medialen Randfacette des Radius gegen die Mediane des Körpers ist jedoch nur dadurch möglich geworden,

[1] Über die phylogenetische Entwicklung des Radius und Ellbogengelenks bei den Equiden: Kowalevski, Mém. de l'Acad. Pétersb. Ser. VII. Bd. 20 (1873). pag. 8.

dass die sekundäre Gelenkfläche der Ulna, welche, wie wir wissen, bei den niederen Placentalthieren neben dem Radius liegt, reducirt wird, so zu sagen einschrumpft. Dabei ist aber als interessantes Faktum zu verzeichnen, dass auch bei den extremsten Läufern (Equiden z. B.) die Ulna sämmtliche »niederen Placentalthier«-Charaktere beibehält: Ihre sekundäre Facette liegt medianer als die Urfacette des Radius, ein Theil ihres Olekranon artikulirt mit dieser auf ein und demselben Humerusgelenk. Endlich ist die Behauptung, dass bei diesen Thieren die Ulna ganz hinter dem Radius liegt, falsch, denn ihre untere Epiphyse liegt lateral neben derjenigen des Radius und verwächst dort mit ihr, woraus hervorgeht, dass selbst in diesem so stark veränderten Gelenk eine gewisse Kreuzung der Unterarmknochen vorhanden ist.

Berlin, 14. Juli 1886.

Zur Anatomie der Orbitalarterien.

Von

Dr. Fr. Meyer.

Mit Tafel XXII und XXIII.

Im Anschluss an einen Fall von klinischem Interesse, in welchem bei der Ausschälung eines kranken Augapfels aus seiner Kapsel eine starke arterielle Blutung auftrat, habe ich, eben um diese Erscheinung erklären zu können, über die Anatomie der Orbitalarterien mich genauer informiren müssen.

Wenn diese anatomische Studie für mich in so fern einen besonderen Werth hatte, als sie einem bestimmten Zwecke diente, so wird dadurch der absolute Werth der etwa neuen anatomischen Daten in keiner Weise modificirt. In so fern hat es wohl auch seine Berechtigung, diese kleine anatomische Untersuchung und ihre Resultate losgelöst von dem Zwecke, dem sie eigentlich dienen sollten, ihrer selbst willen mitzutheilen.

Die Veranlassung war, wie gesagt, ein in seiner Art einzig dastehender Fall, in dem bei einer Enucleation eine so hochgradige arterielle Blutung auftrat, dass, wenn dieselbe nicht sofort gestillt worden wäre, die kleine Patientin, A. K., sich unfehlbar verblutet hätte.

Es musste demnach die Art. ophthalmica selbst oder einer ihrer größeren Äste angeschnitten oder durchschnitten worden sein. Da dies unter normalen Verhältnissen nicht denkbar ist, musste man eine Arterienanomalie vermuthen.

Dies veranlasste die Untersuchung der Gefäßverhältnisse des bald darauf verstorbenen Kindes und im Anschluss daran die Untersuchung des Verlaufs der Orbitalgefäße überhaupt, welche im Folgenden mitgetheilt werden soll. Dabei sei mir gestattet, den Gang

der Untersuchung beizubehalten, so dass zuerst die Gefäßverhältnisse der beiden Augenhöhlen des kranken Kindes, dann 20 eigene Präparate beschrieben werden, woran sich mit möglichst vollständiger Benutzung der spärlichen litterarischen Daten einige zusammenfassende Bemerkungen schließen sollen.

Die Präparation wurde ohne Ausnahme an injicirten Objekten vorgenommen. Ihr Ergebnis war folgendes:

Die linke, gesunde Orbita des besagten Kindes, welche zuerst präparirt wurde, zeigte folgende Gefäßanordnung:

Der Stamm der Arteria ophthalmica läuft in der Orbita von außen nach innen unter dem Nervus opticus hindurch. Die Äste gehen in folgender Reihenfolge vom Stamm der A. ophthalmica ab:

1) Arteria lacrymalis, von dieser abgehend:
   a) äußeres Ciliararterienstämmchen,
   b) Ast für den Musc. rect. sup. und Musc. lev. palp. sup.
   c) Ast für den Musc. obliquus superior,
   d) eine sehr schwache Arteria supraorbitalis,
2) zwei rückläufige feine Ästchen zur Dura des Nervus opticus,
3) Arteria centralis retinae,
4) Stämmchen für den Musculus rect. inf. und M. rect. int.,
5) inneres Ciliararterienstämmchen,
6) Ast für den Musculus rect. int.,
7) Arteria ethmoidalis post. unter dem Musculus obl. sup. hindurch denselben mit Ästen versorgend,
8) Ast für den Musc. rect. int.,
9) Arteria ethmoidalis antica.

Die Fig. 4 *a* zeigt eine schematische Darstellung dieser Gefäßvertheilung, die noch anderen Zwecken dienen soll. Es sei hier nur vorläufig bemerkt, dass diese Anordnung hauptsächlich in so fern von der gewöhnlich als normal bezeichneten abweicht, als die A. ophthalmica nicht über, sondern unter dem Nervus opticus von außen nach der medialen Orbitalwand zieht.

Die rechte Orbita bot der Präparation große Schwierigkeiten, da die noch vollständig blutig durchtränkten Gewebe sehr morsch und brüchig waren, und die Contenta der Augenhöhle zum Theil durch den Verlust des Bulbus ihren Halt verloren hatten.

Was schon bei der ersten Inspektion der Schädelbasis auffiel, war, dass von der A. carotis interna keine A. ophthalmica den Sehnerv durch das Foramen opticum begleitete, von vorn herein schon ein Beweis eines anomalen Ursprungs und Verlaufs der A.

ophthalmica. Die Präparation brachte dann die vollkommenste Bestätigung. Die Gefäßanordnung war, so weit sie sich noch feststellen ließ, folgende:

Die Arteria ophthalmica, von der A. carotis entspringend, tritt durch die Fissura orbitalis superior in die Augenhöhle und zieht unter dem Nervus opticus medianwärts. Die A. lacrymalis und A. supraorbitalis werden von einem gemeinsamen Stamm abgegeben, der von der Arteria meningea media kommt und durch den lateralen Theil der Fissura orbitalis sup. in die Augenhöhle tritt. Die A. supraorbitalis anastomosirt mit der Arteria ophthalmica über dem Nervus opticus. Die A. ophthalmica selbst ist dem Nerv. opt. von unten her dicht angelagert und an der Schnittstelle desselben ebenfalls durchtrennt. Ihre sicheren Äste sind:

1) rückläufige Ästchen zur Dura nervi optici,
2) Art. centralis retinae,
3) Stämmchen für die Mm. rect. int., inf. und ext. mit mehreren Stümpfen (wahrscheinlich innere Ciliararterien),
4) Anastomose zur Art. supraorbitalis über dem Nerv. opt.,
5) Ästchen für den Musculus rect. int.,
6) Art. ethmoidalis ant.; von derselben geht eine ganz schwache A. ethmoid. post. ab, mit Ästen für den Musc. obl. sup.

Diese Verhältnisse habe ich durch Fig. 1 und 2 zu illustriren versucht. Zur Orientirung sei nur bemerkt, dass das Orbitaldach, eben so der kleine Keilbeinflügel entfernt sind. *r. l.* (= Radix lateralis) ist die laterale Wurzel des letzteren und als solche die Scheidewand zwischen Foramen opticum und Fissura orbitalis sup.

Auf der ersten Zeichnung ist der Sehnerv in situ dargestellt, um anschaulich zu machen, welche Gefäße über und welche unter ihm verlaufen; auf der zweiten ist er nach außen umgelegt, um die Eintrittsstelle der A. ophthalmica in die Orbita und ihren Verlauf außerhalb des Foramen opticum deutlicher demonstriren zu können.

Alles Übrige, hoffe ich, wird aus den Zeichnungen selbst ersichtlich sein.

Um überhaupt eine Beurtheilung von Abnormitäten in diesem Falle zu ermöglichen, war die Kenntnis des normalen Verlaufes der Orbitalgefäße gefordert, und in so fern die Anfertigung einer möglichst großen Anzahl von Präparaten und die Berücksichtigung der Litteratur geboten.

Was diese letztere betrifft, so ist dieselbe eine recht dürftige. Man findet zwar in den Lehr- und Handbüchern der Anatomie ausgedehnte Kapitel darüber; dieselben behandeln aber fast nur den sogenannten normalen Verlauf der Arterie, und in der Beschreibung desselben weichen die Autoren nur wenig von einander ab. Die Abnormitäten aber werden leider von einem Theil gar nicht, von dem anderen sehr stiefmütterlich behandelt. Was ich darüber gefunden habe, soll in dem Folgenden mitgetheilt werden.

Zuvor möchte ich als Grundlage der Besprechung kurz die Resultate eigener Untersuchungen, in Form von zwanzig Präparationen, folgen lassen, wobei ich nur das Wichtigste bezüglich der Art. ophthalmica und ihrer Hauptäste anführe. Zwei Punkte werden dabei, der eine nur unvollständig, der andere gar nicht erwähnt, wesshalb ich von vorn herein darauf aufmerksam machen möchte.

Bei fast allen Präparaten zogen kleine Ästchen von der Art. ophthalmica zur Dura nervi optici, die vom Anfangstheil der Arterie entspringenden vorläufig, die mehr distal entspringenden rückläufig, also einander entgegenlaufend. Die vorwärts laufenden gingen auch manchmal von der A. carotis interna aus, von hier dann mit dem Sehnerv durch das Foramen opticum ziehend. Dasselbe Verhältnis findet man in dem am meisten medialen Theile der Fissura orbital. sup.: Sowohl feine Äste von der Arteria carotis interna als eben solche von der Art. ophthalmica selbst ziehen häufig in diese Spalte. An beiden Stellen findet man manchmal, dass die einander entgegenlaufenden Gefäßchen Anastomosenbildungen mit einander eingehen.

Bei den meisten Präparaten war die Art. centralis retinae auf einer Strecke ihres Verlaufes noch mit einer feinen Lamelle der Dura nervi optici überzogen und durch dieselbe an den Nervus opticus fixirt. Bei einigen war dies sogar auf ihrem ganzen Verlauf der Fall. Ich werde auf dies Verhältnis am Schlusse noch zurückzukommen haben.

Der Vollständigkeit wegen sei hier noch bemerkt, dass der Musculus obliquus inferior nur in wenigen Fällen genannt ist. In denjenigen Fällen, wo dies nicht der Fall ist, wurde er von der Art. infraorbitalis aus versorgt oder wurde seine Versorgung bei der Präparation unberücksichtigt gelassen.

Der Kürze wegen wurden die Arterienstämmchen, die sich in die Arteriae ciliares posticae theilen, einfach mit Ciliararterienstämmchen bezeichnet, weil eben von keinen anderen die Rede sein wird.

Die einzelnen Präparate stellten sich folgendermaßen dar:

I.

Rechts. Die Art. ophthalmica zieht unter dem Nervus opt. nach der inneren Orbitalwand (eigentlich Verlauf ganz auf der inneren Seite). Die Art. ethmoid. post. fehlt. Ein Muskelstämmchen (unteres inneres = Nr. 3), drei Ciliararterienstämmchen (ein äußeres = Nr. 1 und zwei innere = Nr. 3 und 5), 15 Ciliarendästchen.

Reihenfolge der Äste:

1) äußeres Ciliararterienstämmchen (unter dem Nervus opticus hindurch) (6 Ästchen),
2) Art. centralis retinae,
3) Stämmchen mit Ästen zum Musculus rectus int., obl. sup., rect. inf., obl. inf., einem inneren Ciliararterienstämmchen (4 Ästchen) und einem Ast an die Dura nervi optici,
4) Art. lacrymalis unter den oberen Muskeln hindurch mit Art. supraorbitalis, Ästen an den Musc. rect. int., lev. palp. sup., Stämmchen zur Dura nervi opt. und Ästen zum M. rect. sup. und rect. int.,
5) inneres Ciliararterienstämmchen (5 Ästchen),
6) Ästchen zum Musc. rect. int.,
7) starke Art. ethmoid. ant.

II.

Rechts. Die Art. ophthalmica zieht über dem Nerv. opt. nach der inneren Orbitalwand. Zwei Muskelstämmchen (ein oberes äußeres = Nr. 3, ein unteres inneres = Nr. 7), drei Ciliararterienstämmchen (ein äußeres = Nr. 1, zwei für innen und außen zugleich [Nr. 3 und Nr. 7]), 13 Ciliarendästchen.

Reihenfolge der Äste:

1) Art. central. retinae mit äußerem Ciliararterienstämmchen (2 Ästchen),
2) Art. lacrymalis,
3) Ciliararterienstämmchen für außen (4 Ästchen) und innen (3 Ästchen) mit Stämmchen für Musc. rect. sup. und inf. und einem mit der Art. meningea med. anastomosirenden Ast,
4) Äste für Musc. rect. sup. und lev. palp. sup.,
5) Art. supraorbitalis,
6) Ästchen für den Musc. rect. int.,
7) Stämmchen mit inneren (2) und äußeren (2) Ciliarästchen und Stämmchen für Musc. rect. int. und inf.,

8) sehr schwache Art. ethmoid. post. mit einem Ast für den Musc. obl. sup.,
9) Ästchen für den Musc. obl. sup.,
10) starke A. ethmoid. ant.

III.

Links. Die Art. ophthalmica zieht über dem Nerv. opt. nach der inneren Orbitalwand. Ein Muskelstämmchen (unteres inneres = Nr. 5), zwei Ciliararterienstämmchen ein äußeres = Nr. 1 und ein inneres = Nr. 5), Ciliarendästchen wegen mangelhafter Injektion nicht zu zählen.

Reihenfolge der Äste:

1) Stämmchen für Musc. rect. int. und äußeres Ciliararterienstämmchen,
2) Art. lacrymalis mit Stämmchen für den M. rect. sup. und ext.,
3) an der dieser gegenüber liegenden Stelle der Cirkumferenz abgehend die A. central. retinae und Ästchen zur Dura nervi opt.,
4) Art. ethmoid. post. mit Ästchen für den Musc. lev. palp. sup. und M. obl. sup.,
5) Stämmchen für Musc. rect. int. und inf. mit innerem Ciliararterienstämmchen,
6) Art. supraorbitalis,
7) Ast für den Musc. rect. int.,
8) Art. ethmoid. ant.

IV.

Links. Die Art. ophthalmica zieht über dem Nerv. opt. und über dem Musc. obl. sup. nach der inneren Orbitalwand. Zwei Muskelstämmchen (ein oberes äußeres = Nr. 1 von der Art. lacrymalis und ein unteres inneres = Nr. 7), drei Ciliararterienstämmchen (ein inneres = Nr. 2, ein äußeres = Nr. 3 und ein oberes = Nr. 4) und ein einzelnes Ciliarästchen (= Nr. 5), 18 Ciliarendästchen.

Reihenfolge der Äste:

1) rückläufiger Ast zur Dura nervi optici,

2) unten: inneres Ciliararterienstämmchen unter dem Sehnerv hindurch (7 Ästchen) mit Art. central. retinae und Ast für den M. rect. inf. Gleichzeitig Nr. 3 und 4:
3) äußeres Ciliararterienstämmchen (8 Ästchen),
4) oben: Art. lacrymalis mit stark ausgebildeter Anastomose zur Art. meningea med., mit einem Ram. perforans durch das Orbitaldach in die Schädelhöhle, Muskelstämmchen für Mm. rect. ext., lev. palp. sup. und rect. sup. und oberem Ciliararterienstämmchen (2 Ästchen),
5) Ästchen zur Dura nervi opt. und ein einzelnes inneres Ciliarästchen. 6, 7 und 8 gleichzeitig entspringend:
6) Art. supraorbitalis,
7) Muskelstämmchen für Musc. rect. int. und inf.,
8) starke Art. ethmoid. post.,
9) Äste für den Musc. obl. sup.,
10) Art. ethmoid. ant.

V.

Links. Die Art. ophthalmica zieht über dem Nerv. opt. nach der inneren Orbitalwand. Anastomose zwischen Ästen der Art. ophth. unter dem Nerv. opt. hindurch auf der Innenseite desselben. Anastomose zwischen zwei feinen Ästchen von Art. carotis int. und Art. ophth. durch die Fissura orbitalis sup. hindurch. Zwei Muskelstämmchen (ein oberes äußeres = Nr. 7 und ein unteres inneres = Nr. 8), zwei Ciliararterienstämmchen (ein äußeres = Nr. 3 und ein inneres = Nr. 8) und zwei einzelne Ciliarendästchen (Nr. 6 und Nr. 9). Ciliarendästchen wegen mangelhafter Injektion nicht zu zählen.

Reihenfolge der Äste:

1) Ästchen zur Dura nervi opt. (innen), das mit einer Arteria muscularis (Nr. 8) anastomosirt,
2) Art. supraorbitalis mit Ästchen an die Dura nervi opt. und Ast an den M. rect. sup.,
3) gleichzeitig, von der unteren Fläche der Cirkumferenz, äußeres Ciliararterienstämmchen und Art. centralis retinae,
4) Ästchen, das mit einem feinen Ast der Art. carotis int. durch die Fissura orb. sup. hindurch anastomosirt,
5) Art. lacrymalis mit rückläufigem Ast (nach der Fissur. orb. sup.) und Ast für den Musc. rect. ext.,

6) gleichzeitig an der unteren Cirkumferenz ein äußeres Ciliarästchen,
7) Muskelstämmchen für Musc. lev. palp. und rect. sup. (auch von der A. supraorbitalis aus versorgt),
8) Stämmchen, bestehend aus innerem Ciliararterienstämmchen und Muskelstämmchen für M. rect. int. und inf. mit der Anastomose zu Nr. 1,
9) ein einzelnes inneres Ciliarästchen,
10) Ast für den M. rect. int.,
11) Ast für den M. obl. sup.,
12) sehr starke Art. ethmoid. ant.

VI.

Links. Die Art. ophthalmica zieht über dem Nerv. opt. nach der inneren Orbitalwand. Zwei Muskelstämmchen (ein oberes äußeres — Nr. 7 und ein unteres inneres = Nr. 9), drei Ciliararterienstämmchen (ein inneres = Nr. 2, ein äußeres = Nr. 3 und ein oberes = Nr. 6); Ciliarendästchen wegen mangelhafter Injektion nicht zu zählen.

Reihenfolge der Äste:

1) Ästchen an die Dura nervi opt.,
2) inneres Ciliararterienstämmchen unter dem Sehnerv hindurch mit Art. central. retinae,
3) äußeres Ciliararterienstämmchen,
4) Art. lacrymalis mit rückläufigem Ast nach der Fissura orb. sup., Muskeläsien für M. rect. ext. und schwachem Ast für den M. rect. int.,
5) feines Ästchen an die Dura nervi opt.,
6) oberes Ciliarstämmchen,
7) Muskelstämmchen für Mm. lev. palp. sup. und rect. sup., gleichzeitig entspringend Nr. 8 und 9:
8) Art. supraorbitalis mit Art. ethm. post. (über dem M. obl. sup. verlaufend),
9) unten: starkes Muskelstämmchen für Mm. rect. inf. und int.,
10) kleine Muskeläste für den M. rect. int.,
11) Muskelästchen für den M. obl. sup.,
12) sehr starke Art. ethmoid. ant.

VII.

Links. Die Art. ophthalmica zieht über dem Nerv. opt. nach der inneren Orbitalwand. Starke Anastomose zwischen Art. lacrymalis und Ramus orbitalis der Art. meningea med. durch die Fissura orb. sup. hindurch; die Art. ethmoid. post. fehlt. Zwei Muskelstämmchen (ein oberes äußeres = Nr. 4 und ein unteres inneres = Nr. 6), zwei Ciliararterienstämmchen (ein äußeres = Nr. 3 und ein inneres = Nr. 6); 16 Ciliarendästchen.

Reihenfolge der Äste:

1) rückläufiges Ästchen zur Dura nervi opt.,
2) Art. lacrymalis mit Anastomose mit der Art. meningea med. und Ast für den M. rect. sup.,
3) gleich darauf äußeres Ciliararterienstämmchen (9 Ästchen) mit Art. central. retinae,
4) Muskelstämmchen für Mm. lev. palp. sup. und rect. sup. mit rückläufigem Zweig zur Dura nervi opt.,
5) Art. supraorbitalis mit kleinem Ästchen zum M. lev. palp. sup.,
6) Muskelstämmchen für Mm. rect. int. und inf. mit innerem Ciliarstämmchen (7 Ästchen),
7) Ästchen zum M. rect. int. und M. obl. sup.,
8) starke Art. ethmoid. ant.

VIII.

Rechts. Die Art. ophthalmica zieht unter dem Nerv. opt. nach der inneren Orbitalwand. Anastomose zwischen Ästen der Art. ophth. über dem Nerv. opt.; starke Anastomose der Art. lacrymalis mit dem Ramus orbitalis der Art. meningea media durch einen Kanal im großen Keilbeinflügel hindurch; der Ram. orbitalis durchbohrt, etwa in der Mitte, das Orbitaldach und giebt Äste an das Periost der vorderen Schädelhöhle ab. Die Art. ethmoid. post. fehlt. Zwei Muskelstämmchen (beides obere = Nr. 9 und 10), zwei Ciliararterienstämmchen (ein äußeres von der Art. lacrymalis = Nr. 2 und ein inneres = Nr. 8), 12 Ciliarendästchen.

Reihenfolge der Äste:

1) innen und außen je ein Ästchen zur Dura nervi opt.,
2) Art. lacrymalis, über den Nerv. opt. hinweg mit einem Muskelast (Nr. 10) anastomosirend, mit einem äußeren

Ciliararterienstämmchen (7 Ästchen), Muskeläsien für M. obl. inf. und M. rect. ext. und Anastomose mit der Art. meningea media durch die Fissura orb. sup. hindurch,

3) Ästchen zur Dura nerv. opt. mit einem gleichen (Nr. 7) anastomosirend,
4) zwei feine Ästchen zur Dura nervi opt.,
5) Muskelast zum Rect. inf.,
6) Art. central. retinae,
7) rückläufiger Ast zur Dura nervi opt., mit einem gleichen (Nr. 3) anastomosirend,
8) inneres Ciliararterienstämmchen (5 Ästchen, mit Muskelast für M. rect. int.,
9) Muskelstämmchen für Mm. lev. palp. sup., rect. sup. und obl. sup.,
10) Muskelstämmchen für Mm. lev. palp. sup. und rect. sup. mit einem Ast der Art. lacrymalis (Nr. 2) anastomosirend,
11) Ast für den M. rect. sup.,
12) Ast für den Musc. rect. int.,
13) Art. supraorbitalis,
14) Ast für Musc. rect. int.,
15) starke Art. ethmoid. ant.

IX.

Links. Die Art. ophthalmica zieht über dem Nerv. opt. nach der inneren Orbitalwand. Eigenthümlicher Verlauf der Art. lacrymalis, welche durch die Fissura orb. sup. in die Schädelhöhle und durch einen besonderen Kanal im großen Keilbeinflügel wieder zurück in die Orbitalhöhle tritt. Zwei Muskelstämmchen (ein oberes äußeres = Nr. 8 und ein unteres inneres = Nr. 9), drei Ciliararterienstämmchen (ein inneres = Nr. 2, ein äußeres = Nr. 3 und ein oberes = Nr. 5). Ciliarendästchen wegen mangelhafter Injektion nicht zu zählen.

Reihenfolge der Äste:

1) Ästchen zur Dura nervi optici,
2) inneres Ciliararterienstämmchen unter dem Sehnerv hindurch mit Art. central. retinae,
3) äußeres Ciliararterienstämmchen,
4) Art. lacrymalis mit eigenthümlichem Verlauf und anastomosirendem Ast zur Art. meningea med., mit Ästen für den M. rect. sup. und Ästen zum M. rect. ext.,

5) oberes Ciliararterienstämmchen,
6) zwei rückläufige Ästchen zur Dura nervi opt.,
7) Ästchen zum M. rect. sup.,
8) Art. ethmoid. post. mit Muskelstämmchen zum Musc. lev. palp. sup. und M. rect. sup. mit Art. supraorbitalis (sehr schwach) und Ästchen zum M. obl. sup.,
9) Muskelstämmchen für Mm. rect. int. und inf.,
10) Muskelästchen für M. rect. int.,
11) Art. ethmoid. ant.

X.

Links. Die Art. ophthalmica zieht über dem Sehnerv nach der inneren Orbitalwand. Anastomose zwischen Art. lacrymalis durch die Fissura orb. sup. hindurch mit der Art. carotis int. Zwei Muskelstämmchen (ein oberes äußeres von der Art. supraorbitalis = Nr. 6 und ein unteres inneres von der Art. ophth. selbst = Nr. 7), zwei Ciliararterienstämmchen (ein inneres = Nr. 2 und ein äußeres = Nr. 4), 9 Ciliarendästchen.

Reihenfolge der Äste:

1) Ästchen zur Dura nervi optici,
2) inneres Ciliararterienstämmchen (3 Ästchen) mit Art. central. retinae,
3) Art. lacrymalis mit Anastomose zur Art. meningea med. und zur Art. carotis int. durch die Fissura orb. sup. hindurch und Ast für den M. rect. ext.,
4) äußeres Ciliararterienstämmchen (6 Ästchen),
5) Ast für den M. rect. sup.,
6) Art. supraorbitalis mit Muskelstämmchen für M. lev. palp. sup. und M. rect. sup. und schwacher Art. ethmoid. post.,
7) Muskelstämmchen für Mm. rect. inf., int. und obl. inf.,
8) Ästchen für M. obl. sup.,
9) sehr starke Art. ethmoid. ant.

XI.

Rechts. Die Art. ophthalmica zieht über dem Sehnerv nach der inneren Orbitalwand. Ein Muskelstämmchen (unteres inneres = Nr. 4), zwei Ciliararterienstämmchen (ein inneres = Nr. 1 und ein äußeres = Nr. 3). Ciliarendästchen wegen mangelhafter Injektion

nicht zu zählen; das Präparat ist überhaupt schlecht injicirt, so dass mit Sicherheit nur folgende Äste festgestellt werden können.

Reihenfolge der Äste:

1) inneres Ciliararterienstämmchen unter dem Nerv. opticus hindurch mit Art. central. retinae,
2) Art. lacrymalis mit Ast für den M. rect. ext.,
3) äußeres Ciliararterienstämmchen,
4) unteres inneres Muskelstämmchen.
5) Art. ethmoid. post.,
6) Art. supraorbitalis,
7) Art. ethmoid. ant.

XII.

Rechts. Die Art. ophthalmica zieht unter dem Sehnerv nach der inneren Orbitalwand. Die Art. lacrymalis geht direkt von der Art. carotis int. ab und durch die Fissura orb. sup. in die Augenhöhle. Zwei Muskelstämmchen (ein oberes äußeres = Nr. 6 und ein unteres inneres = Nr. 4), zwei Ciliararterienstämmchen (ein äußeres = Nr. 2 und ein inneres = Nr. 4). Ciliarendästchen wegen mangelhafter Injektion nicht zu zählen.

Reihenfolge der Äste:

1) Ästchen zur Dura nervi optici,
2) äußeres Ciliararterienstämmchen,
3) Art. centr. retinae,
4) Muskelstämmchen für Mm. rect. inf., int. und obl. inf. und inneres Ciliararterienstämmchen,
5) starke Art. ethmoid. post. mit Ästen für den M. lev. palp. sup. und M. obl. sup.,
6) Stämmchen für Mm. lev. palp. sup. und rect. sup.,
7) Ästchen für M. rect. int.,
8) Art. supraorbitalis mit Ästchen für M. lev. palp. sup.,
9) Ästchen für M. rect. int.,
10) ganz schwache Art. ethmoid. ant.

XIII.

Rechts. Die Art. ophthalmica zieht über dem Nerv. opt. nach der inneren Orbitalwand. Zwei Muskelstämmchen (ein oberes äußeres

= Nr. 5 und ein unteres inneres = Nr. 6), zwei Ciliararterienstämmchen (ein inneres = Nr. 1 und ein äußeres = Nr. 2) und ein einzelnes Ciliarendästchen (= Nr. 6), 11 Ciliarendästchen.

Reihenfolge der Äste:

Gleichzeitig: 1 und 2.

1) Art. central. retinae mit innerem Ciliararterienstämmchen (5 Ästchen),
2) Art. lacrymalis mit äußerem Ciliararterienstämmchen (5 Ästchen) und Ast für den M. rect. int.,
3) Äste für den M. rect. sup.

Dicht bei einander: 4, 5 und 6.

4) Art. ethmoid. post. mit Art. supraorbitalis (schwach) und Ästchen für den M. obl. sup.,
5) Stämmchen für M. rect. sup. und M. lev. palp. sup.,
6) Stämmchen mit einer inneren Ciliararterie und Muskelstämmchen für Mm. rect. int. (mehrfach) und inf.,
7) Ast für M. obl. sup.,
8) Art. ethmoid. ant.

XIV.

Rechts. Die Art. ophthalmica zieht über dem Nerv. opticus nach der inneren Orbitalwand. Drei Ciliarstämmchen (zwei äußere = Nr. 1 und 2 und ein inneres = Nr. 7), drei Muskelstämmchen (zwei obere = Nr. 6 *a* und *b*, und ein unteres inneres = Nr. 2 *a*), 11 Ciliarendästchen.

Reihenfolge der Äste:

1) Art. centralis retinae mit äußerem Ciliararterienstämmchen (3 Ästchen),
2) Stämmchen mit:
   a) Muskelstämmchen für Mm. rect. ext., obl. inf., rect. inf. und rect. int.,
   b) äußeres Ciliararterienstämmchen (4 Ästchen),
   c) Art. lacrymalis mit Ästchen durch die Fissura orb. sup., Anastomose mit der Art. meningea med. durch dieselbe, Ästchen für M. rect. sup. und stärkerem Ast für M. rect. ext.,
3) Ästchen an die Dura nervi optici,
4) Ästchen für M. rect. sup.,
5) rückläufiges Ästchen an die Dura nervi opt.,

6) Stämmchen aus:
   a) Art. supraorbitalis mit Stämmchen zu den Mm. rect. sup. und lev. palp. sup. und ram. perforant. durch das Orbitaldach in die Schädelhöhle,
   b) Art. ethmoid. post. mit Muskelstämmchen für die Mm. rect. sup., lev. palp. sup. und obl. sup.,
7) starkes Stämmchen aus Muskelästen für den M. rect. int. und innerem Ciliararterienstämmchen (4 Ästchen),
8) rückläufiges Ästchen zur Dura nervi optici,
9) Ästchen für den M. rect. int.,
10) ein gleiches,
11) Ästchen für den M. obl. sup.,
12) Art. ethmoid. ant.

XV.

Links. Die Art. ophthalmica zieht über dem Sehnerv nach der inneren Orbitalwand. Zwei Muskelstämmchen (ein oberes äußeres = Nr. 5 und ein unteres inneres = Nr. 6), zwei Ciliararterienstämmchen (ein inneres = Nr. 1 und ein äußeres = Nr. 2), 17 Ciliarendästchen.

Reihenfolge der Äste:

1) Art. central. retinae mit rückläufigem Ästchen zur Dura nervi opt. und innerem Ciliararterienstämmchen unter dem Nerv. opt. hindurch (7 Ästchen),
2) äußeres Ciliararterienstämmchen (10 Ästchen),
3) Art. lacrymalis mit Ästen für den M. rect. sup.,
4) zwei rückläufige Ästchen zur Dura nervi optici,
5) Stämmchen für Mm. rect. sup. und lev. palp. sup.,
6) starkes Muskelstämmchen für die Mm. rect. int., inf. und obl. inf., rect. ext. (unter dem Sehnerv hindurch) mit zwei feinen Ästchen an die Dura nervi optici,
7) gemeinsames Stämmchen, von welchem sich abzweigen:
   a) Art. ethmoid. post. (auch das Gebiet der Art. ethmoid. ant. versorgend),
   b) Art. supraorbitalis mit Ästen für den M. obl. sup. und Ram. perforant. in die Schädelhöhle,
8) Muskeläste für den M. rect. int.,
9) ganz schwache Art. ethmoid. ant. mit Ästen für den M. rect. int.

XVI.

Links. Die Art. ophthalmica zieht über dem Sehnerv nach der inneren Orbitalwand. Die Art. lacrymalis geht von der Art. meningea med. ab und durch die Fissura orb. sup. in die Augenhöhle. Von ihr zweigt sich bei der Fissur ein starkes Gefäß ab, welches erst längs des kleinen Keilbeinflügels medialwärts läuft, dann durch den Sinus cavernosus nach hinten, schließlich am Felsenbein, zwischen diesem und der Dura mater, in kleinere Gefäße sich auflösend. Zwei Muskelstämmchen (ein oberes äußeres = Nr. 3 und ein unteres inneres = Nr. 7), zwei Ciliararterienstämmchen (ein äußeres = Nr. 2 und ein inneres = Nr. 7) und zwei einzelne (innere) Ciliararterien (Nr. 1 und 6 *c*), 13 Ciliarendästchen.

Reihenfolge der Äste:

1) Art. central. retinae mit einer inneren Ciliararterie,
2) äußeres Ciliararterienstämmchen (7 Ästchen),
3) Muskelstämmchen für Mm. rect. sup. und ext. und M. lev. palp. sup., mit Anastomose zur Art. lacrymalis,
4) Ästchen an den M. lev. palp. sup.,
5) zwei rückläufige Ästchen an die Dura nervi optici,
6) gleichzeitig:
   a) Art. supraorbitalis mit Muskelästen für den M. lev. palp. sup., Mm. rect. sup. und obl. sup.,
   b) Art. ethmoid. post. mit Ästen für Mm. rect. int. und obl. sup.,
   c) Stämmchen aus einem Ast für M. rect. sup. und einer inneren Ciliararterie bestehend,
7) Muskelstämmchen für Mm. rect. ext., int., inf. und obl. inf. mit innerem Ciliararterienstämmchen (4 Ästchen),
8) Art. ethmoid. ant. mit Ästen für Mm. obl. sup. und rect. int.

XVII.

Rechts. Die Art. ophthalmica zieht über dem Sehnerv nach der inneren Orbitalwand. Die Art. lacrymalis (mit Ästen an den M. rect. ext.) wird von der Art. meningea media abgegeben und zieht durch die Fissura orb. sup. in die Augenhöhle. Zwei Muskelstämmchen (ein oberes äußeres = Nr. 3 und ein unteres inneres =

Nr. 7), zwei Ciliararterienstämmchen (ein inneres = Nr. 1 und ein äußeres = Nr. 2), 10 Ciliarendästchen.

Reihenfolge der Äste:

1) Art. central. retinae mit innerem Ciliararterienstämmchen (4 Ästchen),
2) äußeres Ciliararterienstämmchen (6 Ästchen),
3) Muskelstämmchen für Mm. rect. sup. und ext. mit einem Ästchen an die Dura nervi optici,
4) Ästchen an die Dura nervi optici,
5) Ästchen für den M. rect. sup.,
6) Art. ethmoid. post. mit Ästchen für die Mm. obl. sup., rect. int. und lev. palp. sup.,
7) unteres Muskelstämmchen für Mm. rect. int., inf. und obl. inf. mit rückläufigen Ästchen (2) an die Dura nervi opt.,
8) Art. supraorbitalis mit Ästchen an den M. lev. palp. sup. und Ram. perforant. durch das Orbitaldach in die Schädelhöhle,
9) Ästchen für den M. rect. int.,
10) Ästchen für den M. obl. sup.,
11) Art. ethmoid. ant.

XVIII.

Rechts. Die Art. ophthalmica zieht über dem Sehnerv nach der inneren Orbitalwand. Die Glandula lacrymalis wird zum größten Theil von einer Art. lacrymalis versorgt, die von der Art. meningea med. kommt und von der aus der Art. ophth. kommenden lacrymalis vollständig getrennt ist. Zwei Muskelstämmchen (ein unteres inneres = Nr. 1 und ein oberes äußeres = Nr. 5), zwei Ciliararterienstämmchen (ein inneres = Nr. 1 und ein äußeres = Nr. 3). Die Ciliarendästchen sind wegen mangelhafter Injektion nicht zu zählen. Das Präparat ist überhaupt mangelhaft injicirt, so dass mit Sicherheit nur folgende Äste festgestellt werden können:

Reihenfolge der Äste:

1) Stämmchen, das das innere Ciliararterienstämmchen, das untere Muskelstämmchen, die Art. central. retinae und ein rückläufiges Ästchen an die Dura nervi optici abgiebt. 2 und 3 gleichzeitig:
2) ganz schwache Art. lacrymalis mit Ästchen an den M. rect. sup. und ext.,

3) äußeres Ciliararterienstämmchen,
4) Stämmchen mit:
   a) Art. ethmoid. post.
   b) schwache Art. supraorbitalis mit Ästen für den M. lev. palp. sup.
5) Stämmchen für Mm. lev. palp. sup., rect. sup., obl. sup. und rect. int.
6) Art. ethmoid. ant.

XIX.

Rechts. Die Art. ophthalmica zieht über dem Sehnerv nach der inneren Orbitalwand. Die Art. lacrymalis, von der Art. meningea media abgegeben, zieht durch ein Loch im großen Keilbeinflügel in die Orbitalhöhle. Die Art. supraorbitalis fehlt. Zwei Muskelstämmchen (ein oberes äußeres = Nr. 6 und ein unteres inneres = Nr. 10), drei Ciliararterienstämmchen (zwei äußere = Nr. 5 und 7 und ein inneres = Nr. 10), 10 Ciliarendästchen.

Reihenfolge der Äste:

1) rückläufiges Ästchen zur Dura nervi optici (außen),
2) zwei rückläufige Ästchen zur Dura nervi optici (innen),
3) rückläufiges Ästchen zur Dura nervi optici (außen),
4) Art. centralis retinae,
5) äußeres Ciliararterienstämmchen (4 Ästchen),
   6. und 7. gleichzeitig:
6) Stämmchen für Mm. rect. sup. und ext.,
7) äußeres Ciliararterienstämmchen (3 Ästchen),
8) Ästchen zur Dura nervi optici,
9) Art. ethmoid. post. mit Muskelästchen für Mm. lev. palp. sup., obl. sup. und rect. int.,
10) Stämmchen für Mm. rect. int., inf. und obl. inf. mit innerem Ciliararterienstämmchen (3 Ästchen),
11) Ästchen für den M. lev. palp. sup.,
12) Ast für den M. rect. int.,
13) Art. ethmoid. post.

XX.

Rechts. Die Art. ophthalmica zieht über dem Sehnerv nach der inneren Orbitalwand. Die Art. lacrymalis geht von der Art. meningea

med. ab und durch die Fissura orb. sup. in die Augenhöhle. Drei Muskelstämmchen (zwei obere äußere = Nr. 4 und 6 und ein unteres inneres = Nr. 10), zwei Ciliararterienstämmchen (ein inneres = Nr. 2 und ein äußeres = Nr. 3), 13 Ciliarendästchen.

Reihenfolge der Äste:

1) Ästchen zur Dura nervi optici,
2) Art. central. retinae mit innerem Ciliararterienstämmchen (6 Ästchen), von dem zwei Ciliararterien unter dem Sehnerv hindurch nach außen gehen,
   3 und 4 gleichzeitig:
3) äußeres Ciliararterienstämmchen (7 Ästchen),
4) Stämmchen für M. rect. sup. und ext. mit Anastomose zur Art. lacrymalis,
5) rückläufiges Ästchen zur Dura nervi opt.,
6) Stämmchen für Mm. rect. sup. und lev. palp. sup.,
7) Ästchen für den M. lev. palp. sup.,
8) rückläufiges Ästchen an die Dura nervi optici (oben),
9) Art. ethmoid. post. (schwach) mit Ästchen für den M. obl. sup.,
10) Stämmchen für Mm. rect. int., inf., obl. inf. und rect. ext.,
11) Art. ethmoid. ant. (stark) mit Ästen für die Mm. obl. sup. und rect. int.,
12) sehr schwache Art. supraorbitalis.

Bei der nun folgenden Besprechung der Art. ophthalmica erst auf ihre Geschichte einzugehen, ist wohl überflüssig, besonders da man sie in schöner Darstellung bei Haller (Iconum anatomicarum fasc. VII) lesen kann. Es sei daher gestattet, mich sofort dem jetzt über sie Bekannten zuzuwenden:

Der Ursprung und Verlauf der Arterie selbst, wie ich ihn in den meisten Fällen gefunden habe, und wie ihn auch die meisten Autoren mit geringen Abweichungen schildern, kann nicht besser wiedergegeben werden, als es durch die Darstellung Arnold's [1] geschieht, die ich desshalb hier anführe:

»Die Arteria ophthalmica entspringt aus der Konvexität des vierten Bogens der inneren Carotis, unmittelbar nach dem Durchtritt derselben durch die harte Haut. Sie verläuft durch das Sehloch,

[1] Friedr. Arnold, Handbuch der Anatomie des Menschen. Freiburg 1847. II. 1. pag. 465.

zuerst an der unteren und dann an der äußeren Seite des Sehnerven in die Augenhöhle, hierauf in einem Bogen über den Sehnerven schräg nach innen, sodann an der inneren Wand der Augenhöhle nach vorn bis zur Verbindung des Stirnfortsatzes des Oberkieferbeins mit dem Stirnbein. Sie befindet sich anfänglich zwischen dem Sehnerven und seiner Scheide, perforirt dann dieselbe, kommt hierauf zwischen den Ursprung des äußeren geraden Augenmuskels und die äußere Seite des Sehnerven zu liegen, verläuft dann zwischen dem oberen geraden Augenmuskel und der oberen Seite des Sehnerven gegen die innere Wand der Augenhöhle, schlängelt sich dann an dieser unter dem oberen schrägen Augenmuskel nach vorn und spaltet sich zwischen der Rolle dieses Muskels und dem inneren Augenlidrand in ihre Endäste.«

Die Abweichungen des Ursprungs, die ich zuerst erwähnen will, bedingen natürlich auch wieder Unregelmäßigkeiten des Verlaufs, zum mindesten im Anfangstheil der Arterie, und erstere hängen wieder von den Anastomosen ab, die die Arterie mit benachbarten Gefäßen einzugehen im Stande ist und eingeht.

Den von Krause in Henle's Gefäßlehre[1] aufgestellten Satz: »Die Varietäten entstehen durch abnorme Entwicklung normaler Anastomosen«, habe ich nicht nur vollkommen bestätigt gefunden: — derselbe war vielmehr bei der Untersuchung der Fälle der leitende Gedanke: und diesem verdanke ich es, wenn ich schließlich zu einem Resultat gekommen bin.

Kann aus irgend einem Grunde sich das Ursprungsstück der Arterie nicht in normaler Weise entwickeln, oder wird das entwickelte zerstört, so bildet sich eine der Anastomosen mit den benachbarten Gefäßen stärker aus und leitet so das Blut in das Gebiet der Art. ophthalmica, distalwärts dann natürlich das eigene Strombett derselben benutzend.

Ist dieser Zustand ausgebildet, so ist ein abnormer Ursprung der Art. ophth. vorhanden, wobei aber der Verlauf in der Orbita durchaus die gewöhnlichen Verhältnisse darbieten kann. Doch ist es nicht immer der Fall. Dieses richtet sich eben danach, welche Arterie und welche Anastomose dabei betheiligt ist.

Die Arterien, die mit der Arteria ophthalmica oder ihren Ästen Anastomosen eingehen, sind: Die Art. angularis aus der Art.

[1] Henle, Handbuch der Gefäßlehre des Menschen. Braunschweig 1868. pag. 205.

maxillaris externa, die Art. temporalis profund. ant., Art. meningea med. und infraorbitalis aus der Art. maxillaris interna. Dass auch zwischen Art. carotis interna und dem Stamm der Art. ophth. sich Anastomosen ausbilden können, habe ich schon vor Anführung der 20 Präparate bemerkt und möchte es hier noch einmal hervorheben.

Durch Ausbildung dieser Anastomosen kann die Art. ophth. also auf fünf verschiedenen Wegen einen abnormen Ursprung nehmen, wenigstens sind die Bedingungen dazu gegeben und spricht kein theoretischer Grund dagegen. Dass für einige dieser Wege keine Beobachtungen als Beleg vorliegen, schließt die Möglichkeit des Vorkommens nicht aus. Dass die Art. ophth. gewöhnlich nur einige dieser Wege benutzt, wenn sie einmal auf die Benutzung eines derselben angewiesen ist, wird wohl darin seinen Grund haben, dass diese Anastomosen nicht immer alle ausgebildet und vor allen Dingen nicht gleich stark ausgebildet sind. Dass die am stärksten ausgebildete Anastomose sich im einzelnen Fall vikariirend zum Hauptstamm der Augenpulsader ausbildet, ist wohl natürlich.

Diejenige, welche man bei sorgfältiger Präparation immer findet und die häufig sehr stark ausgebildet ist, ist die Anastomose zwischen Art. lacrymalis und Art. meningea media durch die Fissura orbitalis sup. hindurch. Weil das Vorkommen derselben ein so regelmäßiges ist, habe ich es unterlassen, dasselbe bei den untersuchten Fällen jedes Mal anzuführen, und diese Anastomose nur da erwähnt, wo sie besonders stark ausgebildet war.

Diese Anastomose wird gebildet durch einen Ramus orbitalis des vorderen Astes der Art. meningea media, welcher durch den äußeren Theil der Fissura orbitalis sup. oder, wie nach Haller's[1] Angabe schon Rau beobachtete, durch ein besonderes Loch im großen Keilbeinflügel in die Augenhöhle tritt, längs der Fissura den anastomosirenden Ast zur Art. lacrymalis entsendet, sich bis zum vorderen Orbitalrand in seinen Endzweigen ausdehnen[2] und auch Äste zur Glandula lacrymalis abgeben kann. Dieser Ast kann, wie ich es einmal sah (VIII), auch, von der Orbitalhöhle aus das Dach derselben durchbohrend, wieder in die Schädelhöhle treten und dort das Periost versorgen.

[1] Albrecht von Haller, Iconum anatomicarum corporis humani fasciculus VII, pag. 40. Göttingen 1781.

[2] Vgl. Zuckerkandl, Zur Anatomie der Orbitalarterien. Wiener medicinische Jahrbücher. Jahrgang 1876. pag. 344.

Je nachdem, wie groß nun das Bedürfnis der stärkeren Ausbildung dieser Anastomose ist, ist auch die resultirende Gestaltung der Verhältnisse verschieden: Die Versorgung der Glandula lacrymalis durch die eigentliche Thränendrüsenarterie kann so ungenügend sein, dass sich der Ramus orbitalis der Art. mening. med. zu einer zweiten Art. lacrymalis ausbildet, die, wenn der anastomosirende Ast nicht entwickelt oder zu Grunde gegangen ist, vollständig von der ersten getrennt und selbständig sein kann (XVIII).

Ein anderes Verhältnis, das viel häufiger vorkommt, ist dasjenige, wobei die Versorgung der Thränendrüse zwar ganz von der Art. meningea aus, doch nicht durch den Ram. orbital. derselben geschieht. Es bildet sich in diesen Fällen nur die Anastomose der Art. lacrymalis mit der Art. meningea med. stärker aus, so dass sie als Stamm der Art. lacrymalis imponirt, während das eigentliche Anfangsstück derselben verkümmert und nur eine Anastomose mit der Art. ophthalmica darstellt oder ganz verschwindet. Dabei verläuft dann der so neu entstandene Stamm der Art. lacrymalis, je nach dem Verlauf des Ramus orbitalis, entweder durch die Fissura orb. sup. selbst (XVI, XVII, XX) oder durch den Kanal im großen Keilbeinflügel (XIX) in die Orbita.

Auch kann nur das distale Ende des Ram. orbit. benutzt werden, wie dies Präparat IX deutlich zeigt. Dabei verlief die Art. lacrymalis von der Art. ophthalmica ausgehend rückwärts nach der Fissura orb. sup., durch diese hindurch, längs derselben eine Strecke weit nach außen (= eigentlich der mit der Art. lacrym. anastomosirende Ast des Ram. orbit. der Art. mening. med.) und dann durch einen Kanal im großen Keilbeinflügel in die Augenhöhle und zur Thränendrüse, auf diesem Stück dann das Lumen des Ram. orbitalis benutzend.

Da durch diese Anastomose des Ram. orbitalis mit der Art. lacrymalis die Art. meningea med. überhaupt mit dem Stromgebiet der Art. ophthalmica in Verbindung steht, können, wenn diese schwach entwickelt ist, noch mehr Äste derselben von der Art. meningea med. aus versorgt werden, und schließlich kann, wenn das Ursprungsstück der Augenschlagader ganz zu Grunde geht, dieselbe in ihrer ganzen Ausdehnung von der Art. meningea med. ihren Ursprung nehmen. Ein Beispiel hierfür bietet die Gefäßvertheilung auf der kranken Seite der A. K. Hier werden von den größeren Ästen die Art. lacrymalis und die Art. supraorbitalis von der Art. meningea med. aus gespeist, während alle übrigen Gefäße ihr Blut

noch von der Art. ophth. selbst beziehen (Fig. 3 *a*). Dies ist allerdings nur möglich, wenn zu gleicher Zeit noch eine andere Anomalie besteht, wie auch in diesem Falle, eine Anomalie, auf die ich noch zu sprechen komme.

Auch in der Litteratur stößt man mehrfach auf Anführung solchen Vorkommens; namentlich wird auch der extremste Fall erwähnt, dass die Art. ophth. ganz von der Art. meningea med. versorgt wird, oder anders ausgedrückt, dass dieselbe einen abnormen Ursprung von der Art. meningea med. nimmt. Ich lasse die diesbezüglichen Stellen hier kurz folgen:

Tiedemann [1]: Abbildung eines Falles, in welchem der größte Theil des Gebietes der Art. ophth. von der Art. meningea med. aus versorgt wird.

Blandin [2]: Quelquefois elle (l'artère ophthalmique) est divisée en deux branches, qui embrassent ce nerf, et qui se réunissent ensuite; de ces deux racines de l'artère ophthalmique souvent l'une représente l'origine ordinaire de l'artère, tandis que l'autre vient de la méningée moyenne, après avoir traversé la fente sphénoidale.

Dubrueil [3]: L'artère ophthalmique ne tire point invariablement son origine de la carotide interne: Deux faits, que j'ai recueillis en sont la preuve; — 1) La première (branche de l'artère méningée moyenne), d'une grosseur extrême, traversait un conduit osseux pratiqué sur l'angle antérieur et inférieur du pariétal, et, après avoir fourni les branches normales, elle donnait le tronc de l'artère ophthalmique. 2) Ici il s'agit encore de l'ophthalmique droite; la méningée moyenne, dont la capacité est considerable, vient fournir l'ophthalmique. —

Luschka [4]: »Es gehört zu den seltenen Varietäten, wenn die Art. ophthalmica mit zwei ungleich starken Wurzeln entspringt, von welchen die schwächere aus der Carotis interna, die dickere aus der Meningea media hervorgeht. In einem von mir beobachteten Falle, welcher sich auf beiden Seiten gleich verhielt, entsprang die anomale Wurzel aus der Meningea media gleich nach ihrem Eintritt in den Schädel und verlief in einer eigenen Furche des Knochens gegen

[1] Tiedemann, Tabul. art. corp. human. Supplementa 1824. Tab. XL Fig. 4.

[2] Ph. Frèd. Blandin, Traité d'Anatomie topographique, séconde édition. Paris 1834. pag. 147.

[3] J. M. Dubrueil, Des Anomalies artérielles. Paris 1847. pag. 95.

[4] Luschka, Die Anatomie der Glieder des Menschen. Tübingen 1865. III. 2. pag. 494.

das laterale Ende der Fissura orbit. superior, um von hier aus durch einen besonderen Kanal die Augenhöhle zu erreichen.«

Cruveilhier [1]: »Une variété bien remarquable d'origine de l'artère ophthalmique est celle, dans laquelle cette artère naît par un tronc commun avec l'artère méningée ou sphéno-épineuse, branche de la maxillaire interne.« Er führt dann auch einen der Fälle von Dubrueil als Beispiel auf.

Eine andere Anomalie, die, streng genommen, nicht hierher gehört, weil sie eigentlich nicht die Art. ophthalmica betrifft, glaube ich trotzdem hier erwähnen zu müssen, weil sie auch durch diese Anastomose der Art. ophth. mit der Art. mening. med. zu Stande kommt. Es ist dies gerade das Entgegengesetzte von dem zuletzt Besprochenen. Sie besteht darin, dass die Art. meningea med. von der Art. ophth. entspringt. Zuckerkandl [2] theilt vier solche Fälle mit.

Aus der Art. maxillaris interna kann die Art. ophthalmica außerdem, wie gesagt, durch Vermittelung von Anastomosen mit der Art. infraorbitalis und Art. temporalis prof. ant. ihr Blut beziehen. Einen sicher verbürgten Fall eines auf dem Wege dieser Anastomosen entstandenen Ursprungs der Art. ophthalmica derart habe ich nicht finden können. Die etwas vagen Anhaltspunkte seien hier kurz erwähnt:

In seiner Behandlung der Art. ophth. bemerkt Haller [3] gleich beim Eingang: »Nempe Cl. viris voces Winslowi fraudi fuerunt, qui arteriam a sphenomaxillari, quae nobis infraorbitalis est, ad musculos globumque oculi mitti paulum fusius scripserat.«

Die Stelle bei Winslow [4], die hier gemeint ist, heißt wie folgt: La même Carotide externe, au moyen de la Branche appellée Artère Maxillaire interne, envoye dans l'Orbite par la fente orbitaire inferieur ou fente Spheno-Maxillaire, un Rameau considerable, qui s'y distribue au Perioste de l'Orbite, aux muscles du Globe de l'Oeil, au Releveur propre de la Paupiere superieure, à la Graisse, à la Gland Lacrymale, à la Membrane Conjonctive du Globe de l'Oeil et à celle des Paupières, à la Caroncule etc. Elle fait des communications avec la Carotide interne.

[1] J. Cruveilhier, Traité d'Anatomie déscriptive. Paris 1871. Tome III. pag. 97. Anm.

[2] op. cit. pag. 346—348.

[3] op. cit. pag. 37.

[4] Jacques-Benigne Winslow: Exposition anatomique de la structure du corps humain. Amsterdam 1732. Tome IV. pag. 285 no. 297.

Es ist nicht unmöglich, dass Winslow einen Fall vor sich gehabt hat, in dem, mit Hilfe der Anastomose mit der Art. infraorbitalis, die Art. ophthalmica oder wenigstens der größte Theil derselben, von der Art. infraorbitalis entsprang. Wie Haller wird heute auch Niemand die Art. ophthalmica als Ast der Art. infraorbitalis anführen: andererseits ist es aber kaum anzunehmen, dass Winslow diesen Verlauf so bestimmt angeben würde, wenn er ihn nicht wirklich gesehen hätte. Wahrscheinlich hat er wohl nur nach einem Fall den Verlauf der Arterie festgestellt, und dieser eine musste gerade eine Anomalie darbieten, die ihm so eine falsche Vorstellung der normalen Verhältnisse gab, für uns aber als solche von großem Interesse ist.

Für einen Ursprung der Art. ophthalmica aus der Art. temporalis profunda anterior habe ich keine Belege; doch findet man Angaben, dass durch die in Frage kommende Anastomose die Art. lacrymalis auf diese Weise entspringt. So ist die Möglichkeit eines solchen Ursprungs auch für die Art. ophthalmica immerhin vorhanden.

Arnold [1]: »Die Thränenpulsader entspringt zuweilen aus der Arteria meningea media oder aus der tiefen vorderen Schläfenpulsader, welche Varietäten sich aus den angegebenen Verbindungen erklären.«

Merkel [2]: — »Mit anderen Worten, oft entspringt die Lacrymalis mittels dieser Äste entweder aus der A. meningea media —, oder sie entsteht, wenn der andere Fall eintritt, aus der Art. temporalis prof. ant. und kommt auf den oben beschriebenen anastomotischen Wegen aus der Schläfengrube in die Orbita.«

Durch die Anastomose, die von feinen Ästen der Art. carotis int. einerseits und von der Art. ophthalmica andererseits durch die Fissura orb. sup. hindurch gebildet wird, kann sich ein solcher Verlauf der Art. ophthalmica entwickeln, dass dieselbe durch diese Fissur und nicht durch das Foramen opticum in die Augenhöhle tritt. Dabei verläuft sie aber durch den medialsten Theil der Spalte, der lateralen Wurzel des kleinen Keilbeinflügels dicht angelagert. Der Ursprung der Art. ophthalmica von der Carotis int. wird dadurch nur um eine kleine Strecke verrückt und kann in einem solchen Fall kaum als abnorm bezeichnet werden. Die Anomalie

[1] op. cit.

[2] Fr. Merkel bei Graefe-Saemisch, Handbuch der gesammten Augenheilkunde. I. 1. pag. 103. Leipzig 1874.

betrifft dann eigentlich nur den Eintritt der Art. ophthalmica in die Orbitalhöhle, ist also eine Verlaufsanomalie und gehört, streng genommen, nicht hierher: doch weil dieser Verlauf der besagten Anastomose seine Entstehung verdankt, wollte ich ihn nicht an anderer Stelle erwähnen. Es ist dies eine Anomalie, wie wir sie auf der rechten Seite der A. K. vor uns haben.

Ich habe in der Litteratur nichts Gleiches gefunden. Dubrueil [1] sagt: L'artère (ophthalmique) ne s'introduit pas toujours dans le trou optique, mais tantôt en dehors de lui, par un canal particulier, ou encore dans la fente sphénoïdale avec la veine, qui se trouve à une certaine distance et en dedans.

Wenn man nun weiter liest, wie er im Folgenden als etwas ganz Anderes und Besonderes zwei Fälle mittheilt, in denen die Art. ophth. von der Art. meningea med. entspringt und somit auch durch die Fissura orb. sup. in die Augenhöhle tritt, so könnte man meinen, dieses »ou encore dans la fente sphénoïdale« bezöge sich auf solche Fälle wie der eben besprochene; doch, wenn er hinzufügt, dass die Vene dabei medianwärts von der Arterie gelegen habe, so muss man doch daran zweifeln; in dem Fall der A. K. wenigstens lag, wie erwähnt, die Arterie ganz eng der innersten Wand der Fissur angelagert. Wahrscheinlich hat er dabei doch nur die im Folgenden beschriebenen Fälle im Auge gehabt.

Für einen Ursprung der Art. ophthalmica aus der Art. angularis habe ich gar keine Anhaltspunkte. Dies scheint eigentlich befremdend, denn die Anastomose mit der Art. angularis ist weder selten, noch, wenn vorhanden, besonders schwach entwickelt; im Gegentheil, in jeder Beziehung steht sie derjenigen mit der Art. meningea med. gleich. Aber die Bedingungen zur Benutzung dieser Anastomose als Stamm der Art. ophth. werden wohl desswegen so ungünstige sein, weil der Blutstrom in dem Gefäße sich dann gerade umkehren müsste, und, da der in einer gewissen Richtung fließende Blutstrom sich in Fällen von Strömungshindernissen doch eigentlich selbst sein genügendes Bett schafft, so wird er wohl in solchen Fällen eher andere Nebenarme mit gleicher Stromesrichtung benutzen, als dass er sich umkehrt. Bei plötzlich völliger Aufhebung des Blutstromes, wie bei einer Unterbindung, sind die Verhältnisse andere, und für solche Fälle ist diese Anastomose gewiss von nicht geringer Bedeutung.

---

[1] op. cit. pag. 94.

Was den Eintritt der Art. ophthalmica in die Orbita betrifft, so geschieht derselbe in der Regel unter dem Nervus opticus, wobei die Arterie durch eine dünne Durallamelle von letzterem getrennt ist. Ob die Arterie dabei mehr auf der inneren oder äußeren Seite des Nerven verläuft, ist gleichgültig; auch habe ich nicht bemerkt, dass das eine oder das andere häufiger vorkäme.

Wenn Zinn [1] sagt: Nunquam autem ego quidem vidi, arteriam hanc per sulcum in parte superiori foraminis optici exsculptum ad orbitam penetrasse, so kann ich dem nur beistimmen. Haller [2] giebt allerdings an, dies doch einmal gesehen zu haben: Semel vidi arteriam ophthalmicam supra nervum incessisse.

Da die Art. ophthalmica bei ihrem Verlauf durch das Foramen opticum so innige Beziehungen zur Dura der Knochentheile hat, kommt es auch vor, dass durch Verknöcherung in dieselbe hinein (so glaube ich diese Erscheinung erklären zu müssen) ein Halbkanal oder auch ein ganz geschlossener Knochenkanal entsteht, durch welchen sie alsdann verläuft, auf diese Weise vom Foramen opticum getrennt. Ich habe einen vollständigen Kanal nicht gesehen und kann dafür nur zwei Stellen als Belege anführen:

Haller [2]: Didici ex codice Ms. Cassebohmii, aliquando proprium foramen esse, seclusum ab optico, und die schon citirte Stelle bei Dubrueil: L'artère ne s'introduit pas toujours dans le trou optique, mais tantôt en dehors de lui, par un canal particulier.

Nachdem nun die Art. ophthalmica unter dem Nervus opticus durch das Foramen desselben hindurch getreten ist, begiebt sie sich auf die laterale Seite desselben. Indem sie dann auf ihrem weiteren Verlauf über den Sehnerv nach der inneren Orbitalwand tritt, bildet sie so eine Spiraltour, die mehr oder weniger deutlich ausgesprochen ist, je nachdem die Arterie mehr medial oder lateral in das Sehnervenloch eintritt. Ist dies Verhältnis sehr stark ausgebildet, so frappirt es beim ersten Anblick und Zuckerkandl [3] hat es sogar als eine Anomalie imponirt.

Die wichtigste Abweichung von diesem Verlauf bei normalem Ursprung ist die, dass die Arterie nicht über, sondern unter dem Nerv. opt. nach innen tritt, oder überhaupt auf ihrem ganzen Verlauf auf der Innenseite des Nerven verbleibt.

---

[1] Joh. Gottfried Zinn, Descriptio anatomica oculi humani. Zweite vermehrte Auflage. Herausgegeben von Wrisberg. Göttingen 1780. pag. 194.

[2] op. cit. pag. 38.

[3] op. cit. pag. 349.

Es sind dies nicht wesentlich verschiedene Fälle, als welche sie von manchen Autoren getrennt werden, sondern genetisch jedenfalls als identisch anzusehen. Es ist eine Verlaufsanomalie bedingt durch Ausbildung einer Anastomose zum Stamm des Gefäßes, einer Anastomose, die beiderseits von Ästen der Art. ophthalmica gebildet wird, die vom Anfangstheil vorläufig, vom distalen Ende rückläufig sich auf der inneren oder unteren Fläche des Nerven mit einander verbinden. Je nachdem, wo diese anastomosirenden Äste den Stamm der Art. ophth. verlassen, und wie sie verlaufen, kann der Verlauf des neu entstandenen Stammes mehr unter dem Sehnerv oder mehr auf seiner medialen Seite stattfinden.

Die litterarischen Notizen, die ich bezüglich dieses Verlaufs gefunden habe, sind folgende:

Mayer [1]: »Der innere Hauptzweig (= Stamm der Art. ophth.) geht entweder über oder unter dem Nervo optico gegen die innere Seite der Augenhöhle fort.«

Zinn [2]: Ad decursum ophthalmicae addere quoque visum est, illam quoque sub nervo optico progressam animadversam mihi fuisse.

Haller [3]: Deinde alias lente, alias magis praecipiti flexu nervum supergreditur. Rarius sub nervo introrsum ivisse vidi.

Blandin [4]: Souvent l'artère ophthalmique passe au-dessous du nerf optique; quelquefois elle est divisée en deux branches, qui embrassent ce nerf, et qui se réunissent ensuite.

Theile [5]: »Die Augenpulsader geht manchmal, wo sie sich nach innen wendet, nicht über dem Sehnerv weg, sondern unter demselben; so scheint es in Sömmering's Abbildung (Taf. 4 Fig. 1) der Fall zu sein. Sie verläuft ferner manchmal gleich vom Anfang an mehr an der Innenseite des Sehnerven und es findet keine Kreuzung mit diesem statt.«

Arnold [6]: »Öfters verläuft die Augenschlagader nicht über, sondern unter dem Sehnerven zur inneren Wand der Orbita.

---

[1] J. C. A. Mayer, Anatomische Beschreibung der Blutgefäße des menschlichen Körpers. Berlin und Leipzig 1777. pag. 69.

[2] op. cit. pag. 195.

[3] op. cit. pag. 38 zweite Spalte.

[4] op. cit. pag. 147.

[5] Theile bei S. Thomas Sömmering, Vom Bau des menschlichen Körpers. Lehre von den Muskeln und Gefäßen. 1841. Bd. III. 2. pag. 90.

[6] op. cit.

Ich sah diese Abweichung mehrere Male.« — »Zuweilen tritt sie an der inneren Seite des Sehnerven in die Augenhöhle und gelangt dann an die innere Wand derselben, ohne sich mit dem Sehnerven zu kreuzen.«

Luschka[1]: »Anomalien des Verlaufs der Ophthalmica sind dagegen häufig, indem das Gefäß sich namentlich oft anstatt über dem Sehnerven unter ihm medianwärts wendet, bisweilen aber auch den Opticus gar nicht kreuzt, sondern von Anfang an dem Laufe der inneren Orbitalwand folgt.«

Zuckerkandl[2]: »Zweimal (unter 20 Injektionen) verlief die Augenpulsader an der inneren Seite des Sehnerven. In einem Falle kreuzte sich dasselbe Gefäß in der Augenhöhle mit der unteren Fläche des Nervus opticus.«

Da diese beiden Verlaufsarten, wenn auch nicht vollständig identisch, so doch genetisch gleich berechtigt sind, hätte Zuckerkandl demnach diese Anomalie unter 20 Fällen dreimal beobachtet. Zufälligerweise (denn bei einer so kleinen Zahl kann es eben nur ein Zufall sein) habe ich genau dieselbe Zahl solchen Vorkommens gefunden: Unter den angeführten 20 Fällen verlief die Art. ophthalmica dreimal unter dem Sehnerv nach der medialen Orbitalwand (I, VIII und XII).

Wie man aus den vorstehend angeführten Stellen ersehen kann, sind die Häufigkeitsangaben dieser Anomalie bei den verschiedenen Autoren sehr unbestimmte und dabei zum Theil recht widersprechende.

Die Anomalie kommt, wie eben erwähnt, dadurch zu Stande, dass sich Anastomosen, welche unter dem Sehnerv oder auf seiner Innenseite zwischen Ästen der Art. ophthalmica bestehen (V), zu ihrem Hauptstamm ausbilden, während der eigentliche Stamm verkümmert und so nur eine Anastomose über dem Sehnerv darstellt (VIII) oder ganz verschwindet (I und XII). Solche Anastomosen nun giebt es zweierlei:

Vor Anführung der 20 untersuchten Fälle habe ich schon erwähnt, dass regelmäßig feine Ästchen von dem Anfangstheil der Art. ophthalmica nach vorn zu, weiter distal von derselben nach hinten zu an die untere und innere Fläche der Dura mater des Nervus opt. ziehen und hier so einander entgegenlaufen. Sie sind häufig sehr zahlreich, manchmal spärlich aber immer vorhanden.

---

[1] op. cit. pag. 494.

[2] op. cit. pag. 348.

Schon Zinn [1] und Haller [2] haben diese Ästchen gekannt und Zinn erwähnt auch, dass dieselben mit eben solchen, von der Art. carotis int. durch das Foramen opticum kommenden, anastomosiren können.

Aber nicht nur bei diesen, sondern auch zwischen den eben erwähnten kann es zu Anastomosenbildung kommen. Solch eine Anastomose habe ich in den 20 Fällen allerdings nur einmal ausgebildet gesehen, aber die Bedingungen zum Zustandekommen derselben sind immer vorhanden.

Dies ist der eine der Wege, auf dem der Verlauf der Art. ophthalmica unter dem Sehnerven oder auf der inneren Seite desselben sich ausbilden kann; die Anastomose wird zum Hauptstamm, und die Arterie verläuft dann so, dass sie die Sehne zu dem ihr eigentlich gebührenden Bogen bildet.

Der andere Weg ist ein wenig einfacher:

Wie man aus den mitgetheilten Präparaten ersehen kann, wurden bei 14 (von 20) die Art. centralis retinae und eins der Ciliararterienstämmchen von einem gemeinsamen Stämmchen abgegeben. In diesen 14 Fällen war es 10 mal das innere Ciliararterienstämmchen, das dabei in Frage kam; darunter gingen zweimal (IV und XVIII) noch Muskeläste von diesem Stämmchen ab. In beiden Fällen wurden die betreffenden Muskeln noch von Ästen versorgt, die weiter distal und zwar dort von der Art. ophthalmica abgingen, wo dieselbe schon über den Nerv. opt. nach innen getreten war. Eine makroskopische Anastomose zwischen diesen beiderseitigen Muskelästen habe ich mit Sicherheit leider nicht nachweisen können; aber die Bedingungen zum Zustandekommen derselben sind in diesen Fällen sehr günstige und hauptsächlich aus einem später noch zu erwähnenden Grunde ist es mir sehr wahrscheinlich, dass sie auch faktisch zu Stande kommt.

Besteht diese Anastomose, so kann sich auf diesem Wege wiederum ein Verlauf der Art. ophth. unter dem Sehnerv hindurch ausbilden.

Ich habe die drei Fälle, in denen ich den Verlauf unter dem Sehnerv beobachtete, in schematischen Zeichnungen wiedergegeben. Auch die Gefäßvertheilung in den beiden Orbitae der A. K. habe ich in gleicher Weise nochmals dargestellt, wobei ich sie der leichteren Übersicht wegen alle rechtsseitig gezeichnet habe (Fig. 3—7).

---

[1] op. cit. pag. 194.

[2] op. cit. pag. 39.

Als Pendant zu jeder Zeichnung ist eine gleichfalls schematische Darstellung hinzugefügt, in der der normale Verlauf, wie er im einzelnen Fall hätte sein müssen, rekonstruirt ist. Instruktiv, glaube ich, sind die Zeichnungen besonders in der Beziehung, dass man aus ihnen leicht ersieht, wie diese Verlaufsanomalie der Art. ophth. selbst nothwendigerweise auch Abnormitäten im Ursprung und Verlauf ihrer Äste zur Folge haben muss, Abnormitäten, deren Genese sich an den Figuren leicht ablesen lässt:

Die Fig. 3 zeigt, wie aus dem normalen Verlauf (*b*) sich die Anomalien dieses Falles herausgebildet haben, indem die Art. ophth. den *r.a.c* und *r.a.o* zu ihrem Bette machte, wodurch sie gezwungen wurde, durch die Fissura orb. sup. in die Augenhöhle zu treten und ihren Verlauf unter dem Sehnerven zu nehmen. Zu gleicher Zeit bildete sich der *r.a.m* ungewöhnlich stark aus, so dass, während die zwei Strecken der Art. ophthalmica, *x* und *y* zu Grunde gingen, der in *a* wiedergegebene Verlauf resultirte.

In Fig. 4—6 gilt betreffs des Verlaufs der Arterie unter dem Nerv. opt. dasselbe. An diesen drei Figuren sieht man recht deutlich, wie diese Verlaufsanomalie der Art. ophthalmica selbst auch solche ihrer Äste bedingt. Dies bezieht sich hauptsächlich auf die Art. lacrymalis und Art. supraorbitalis, von deren Verlaufe bei dieser Anomalie wir in den drei Figuren drei verschiedene Varianten vor uns haben. Ob die eine oder die andere zu Stande kommt, ist nur davon abhängig, an welcher Stelle der eigentliche Stamm der Art. ophthalmica unterbrochen wird.

Geschieht die Unterbrechung vor Abgang der Art. lacrymalis, so gehen, nachdem sich der Stamm der Art. ophthalmica unter dem Sehnerv mit Hilfe der betreffenden Anastomose (*r.a* Fig. 5 *b*) ausgebildet hat, die Art. lacrymalis und supraorbitalis von einem gemeinsamen Stämmchen ab, das von der Art. ophthalmica lateralwärts über den Sehnerv hinwegzieht (Fig. 5 *a*). Wird die Art. ophth. zwischen Art. lacrymalis und Art. supraorbitalis unterbrochen, so geht die Art. lacrymalis als erster Ast von der Art. ophth. ab und unter dem Sehnerv hindurch nach ihrem lateral liegenden Ziele. Dieses Verhältnis zeigt die Fig. 6; nur ist hier die Unterbrechung keine vollständige, da sich die betreffende Strecke der Art. ophth. noch als Anastomose (Fig. 6 *a*, *r.a*) erhalten hat.

Liegt die Unterbrechungsstelle erst jenseits des Abganges der Art. supraorbitalis, so gehen alle Äste der Art. ophth., die bis zu dieser Stelle von ihr entspringen müssten, also vor allen Dingen

wieder Art. lacrymalis und Art. supraorbitalis, von einem gemeinsamen Stamm ab, der, wie im vorhergehenden Falle, auch den ersten Ast der Art. ophth. bildet. Dadurch wird dann die Art. supraorbitalis gezwungen, von dem gemeinsamen Stamm aus, der unter dem Sehnerv hindurch nach außen zieht, sich wieder über denselben nach innen zu schlagen. So entsteht dann das Verhältnis, wie es in Fig. 4 wiedergegeben ist.

Nun kann aber noch der Fall eintreten, dass die Unterbrechung der Arterie an zwei Stellen geschieht, also z. B. vor und nach Abgang der Art. lacrymalis. Auch in diesem Falle bedarf es noch nicht der Zuhilfenahme von Drüsenästen des Ram. orbitalis der Art. meningea med., um die Thränendrüse vor der Atrophie zu retten.

Die Unterbrechung vor der A. lacrym. kann an zwei wesentlich verschiedenen Stellen stattfinden: Entweder vor der Stelle, an welcher die Ophthalmica mit der Art. carotis int. anastomosirt, in welchem Falle die Art. lacrymalis diese Anastomose benutzen kann, und ein Verhältnis resultiren wird, welches in Fig. 7 *a* (XII) dargestellt ist, oder hinter dieser Stelle, was die Art. lacrymalis zwingen würde, mit Hilfe der vorhandenen Anastomose ihr Blut von der Art. meningea med. zu beziehen. Denkt man sich in Fig. 3 *a* das Stück zwischen Art. lacrymalis und Art. supraorbitalis zu Grunde gegangen, so hat man auch eine Illustration hierfür.

Die verschiedene Lokalisation der Unterbrechung nach dem Abgang der Art. lacrymalis vor oder nach der Art. supraorbitalis wird nur zur Folge haben, dass letztere das eine Mal mehr distal von der Art. ophth. entspringt (Fig. 7 *a*), das andere Mal ein Ast der Art. lacrymalis wird.

Ist eine dritte Unterbrechung vorhanden, so dass sowohl Art. lacrymalis als Art. supraorbitalis von der Art. ophth. losgetrennt sind, so ist die Art. supraorbitalis allerdings dem Untergange geweiht. Aber auch dieser Fall, dessen Realität wohl sehr fraglich ist, würde kaum schlimme Folgen haben, da das Gebiet der Art. supraorbitalis auch wieder durch andere benachbarte Arterien versorgt werden kann, was ja ohnehin immer eintritt, wenn, wie es nicht gar selten vorkommt, die Art. supraorb., auch bei sonst normalen Verhältnissen der Art. ophth., fehlt (XIX).

Doch ich kehre zur Art. ophth. selbst zurück!

Auf welchem von den beiden oben erwähnten Wegen hat sich nun in diesen Fällen der Verlauf der Art. ophth. unter dem Sehnerv hindurch entwickelt?

Das Kriterium bei der Entscheidung dieser Frage kann hier nur die Gefäßvertheilung sein, d. h. die Reihenfolge, in der die Äste von der Art. ophth. abgehen. Die Äste zum Nerv. opt., die durch ihre Anastomose den einen Weg darstellen, zeigen betreffs der Stelle ihres Abganges gar keine Regelmäßigkeit, so dass, wenn sie das Bett der Art. ophth. bilden, eigentlich jede denkbare Anordnung der Äste möglich ist. Anders ist es bei der zweiten der genannten Anastomosen. Die Gefäße, die hierbei in Betracht kommen, sind: Die Art. central. retinae, das innere Ciliararterienstämmchen und ein inneres Muskelstämmchen. Dass diese drei Gefäße von demselben Stämmchen abgehen, ist, wie erwähnt, Vorbedingung des Zustandekommens dieser Anastomose, und sie ist ausgebildet, sobald eben eines der Muskelästchen mit einem mehr distal abgehenden eine Lumensverbindung eingeht. Die Verhältnisse sind also derart, dass von einem Stämmchen erst die Art. centr. retinae abgegeben wird, worauf sich dasselbe in Ciliararterienstämmchen und Muskelstämmchen theilt, von denen dann das letztere durch einen Ast mit der Art. ophth. anastomosirt (cf. Fig. 6 *b*). Wird diese Bahn von der Art. ophth. benutzt, so muss also von diesen Ästen zuerst die Art. centr. retinae, dann das Ciliararterienstämmchen und zuletzt das Muskelstämmchen abgegeben werden, eine Gefäßvertheilung, wie wir sie in VIII (Fig. 6 *a*) faktisch vor uns haben. Sonach würde ich sagen, dass der Verlauf der Art. ophthalmica unter dem Sehnerv bei I (Fig. 5) und XII (Fig. 7) durch die erste, bei VIII (Fig. 6) durch die zweite der erwähnten Anastomosen zu Stande gekommen sei.

Einen gewichtigen Einwand, der sich hiergegen erheben ließe, bin ich zufälliger- und glücklicherweise im Stande zurückzuweisen: Es ist nämlich der, dass, wie ich selbst hervorhob, durch die erstgenannte Anastomose jede beliebige Gefäßanordnung zu Stande kommen kann. Warum können also die Verhältnisse, wie wir sie bei VIII haben, nicht auch auf diese Weise entstanden sein?

Dies wäre auch wirklich möglich, wenn nicht eben gerade in diesem Falle die Art. ophthalmica in ihrem rückgebildeten Zustande doch noch erhalten wäre, wodurch man den ursprünglichen Verlauf einfach abzulesen im Stande ist (Fig. 6 *b*). Aus diesem Verlauf nun kann die wirkliche Gefäßvertheilung (Fig. 6 *a*) wohl nur mit Benutzung des (für Art. central. retinae, Ciliararterienstämmchen und Muskelstämmchen) gemeinsamen Astes (*tr.c*) entstehen. Ich glaube daher sicher für die Entstehungsweise des Verlaufs bei VIII

die zweitgenannte Anastomose in Anspruch nehmen zu dürfen, besonders, da ich diese Behauptung außerdem noch durch einen anderen Befund stützen kann, den ich weiter unten erwähnen will (pag. 456).

Eine weitere Anomalie des Verlaufs der Art. ophth. von geringerer Bedeutung habe ich einmal beobachtet, eine Anomalie, die ich in der Litteratur nirgends erwähnt gefunden habe: Bei IV ging die Art. ophth. nicht unter, wie es die Regel ist, sondern über dem Musc. obliquus superior hinweg, verlief also ganz dicht unter dem Orbitaldache. Beim Zustandekommen dieser Varietät spielen jedenfalls die Muskeläste zum Obl. sup., die sich an dieser Stelle, oft mehrfach, von der Art. ophth. abzweigen, eine Rolle.

Wenn ich nun im Anschluss an die Anomalien der Art. ophthalmica selbst in gleicher Weise einige Abnormitäten ihrer Äste hervorheben will, so stellt sich in so fern eine Schwierigkeit in den Weg, als es überhaupt gewagt ist, bei der Vertheilung derselben von einer Norm zu reden. Aber wenn auch der Spielraum, in dem sich das »gewöhnlich Vorkommende« bewegt, ein sehr weiter ist, so ist doch betreffs der wichtigeren und größeren Äste unseres Gefäßes eine gewisse Gesetzmäßigkeit nicht zu verkennen. Die Artt. centralis retinae, lacrymalis, supraorbitalis und die beiden Artt. ethmoidales sind es, denen von allen Autoren eine gewisse Beständigkeit und Selbständigkeit beigelegt wird, und dass ihnen in Folge dessen auch eine besondere Stellung vindicirt wurde, zeigt sich schon darin, dass sie eigene Namen erhielten; die Muskel- und Ciliargefäße wurden meist, und mit gewissem Recht, mehr summarisch behandelt. Aber, wenn einerseits in einer Schematisirung eine große Gefahr liegt, die Gefahr einer Vorstellung, die nicht der Wirklichkeit entspricht, so wird andererseits durch das Absprechen jeder Regel und Gesetzmäßigkeit dem Zufall mehr Recht eingeräumt, als er wirklich besitzt. Es ist eben hier der Mittelweg einzuschlagen, und dies ist auch schon geschehen.

Ich brauche nur wieder auf die Darstellung Arnold's zu verweisen, die vollständig dem entspricht, was ich in den 20 Fällen beobachtet habe:

»Die hinteren Blendungspulsadern, Arteriae ciliares posteriores, entstehen wohl meistens mit einem hinteren äußeren und einem vorderen inneren Aste, von denen jeder wieder in mehrere Ästchen (4—6) zerfällt, zu welchen sich noch mehrere Zweige aus der Thränenpulsader und den Muskelästen gesellen, so dass 10—20 und

selbst mehr Gefäßchen im hinteren Umfange des Augapfels die weiße Augenhaut durchbohren.«

Nicht überall jedoch findet man dieselben Angaben: HALLER [1] sah in 13 Fällen einmal 2, dreimal 3, sechsmal 4 und dreimal 6 Ciliarstämmchen, doch sagt er vorher [2], dass »non facile plures a trunco quam tres« gefunden werden. MURRAY [3] beschreibt auch drei Stämmchen. THEILE [4] und HILDEBRANDT [5] dagegen finden auch, dass am häufigsten zwei Stämmchen vorhanden sind.

Wenn THEILE sagt: »Die hinteren Blendungspulsadern bestehen sehr häufig aus zwei Hauptästen: einem hinteren äußeren, der etwas früher als die Thränenpulsader von der Augenpulsader abgeht und an der Außenseite des Sehnerven geschlängelt nach vorn verläuft, einem vorderen inneren, der da, wo sich die Augenpulsader über den Sehnerven nach innen schlägt, aus ihr entspringt und geschlängelt auf der Innenseite des Sehnerven nach vorn verläuft«, so stimmen betreffs der Abgangsstelle des zweiten Stämmchens meine Resultate nicht ganz damit überein. In 7 von den 20 Präparaten war allerdings dies Verhältnis vorhanden, in 13 aber verließ dieses Stämmchen die Art. ophth. ganz am Anfangstheil noch vor dem Abgang der Art. lacrymalis. Ich möchte daher für diese Stämmchen nicht die Benennung: hinterer äußerer und vorderer innerer Ast, sondern inneres und äußeres Ciliararterienstämmchen wählen, eine Bezeichnung, die sich sowohl auf den Verlauf als auch auf die Eintrittsstelle am Bulbus (im Verhältnis zur Eintrittsstelle des Nerv. opt.) bezieht.

Die Zahl der die Sclera perforirenden Endäste wird meist auf 10—20 angegeben. HALLER [6] spricht sogar von 30. Bei HYRTL [7] liest man zwar: »Jene, welche 16 Arteriae ciliares posticae breves anführen, haben nie injicirte Gefäße dieser Art gesehen und gezählt und ließen sich durch die Meinung irre führen, dass die Zahl der

---

[1] op. cit. pag. 44.

[2] ibidem, pag. 39.

[3] ADOLPHUS MURRAY, Descriptio arteriarum corporis humani. Leipzig 1794. pag. 31.

[4] op. cit. pag. 92.

[5] HILDEBRANDT, Handbuch der Anatomie des Menschen. Braunschweig 1831. Bd. III. pag. 194.

[6] op. cit. pag. 45.

[7] JOSEPH HYRTL, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Wien 1878. pag. 983.

Arterien jener der Nervi ciliares gleichen müsse. Diese kann allerdings bis auf 16 anwachsen.«

Er selbst giebt die Zahl der Artt. ciliares post. breves auf 4 bis 10 an [1]. Ich habe in der That selbst injicirte Ciliargefäße gezählt und bin doch zu einem hiervon abweichenden Resultat gekommen. Unter den 20 Fällen waren 7, in denen die Gefäße so mangelhaft injicirt waren, dass eine sichere Feststellung ihrer Zahl nicht möglich war, in den übrigen 13 Fällen waren einmal 9, zweimal 10, zweimal 11, einmal 12, dreimal 13, je einmal 15, 16, 17 und 18 Endästchen vorhanden, so dass meine Zählungen ungefähr mit den gewöhnlichen Angaben (10—20) übereinstimmen.

Ähnlich wie das der Ciliararterien ist das Verhältnis der Muskeläste, das ich auch so gefunden habe, wie es Arnold beschreibt:

»Die Muskeläste, Arteriae musculares, kommen meistens als ein oberes und unteres Stämmchen, Ramus muscularis superior et inferior, aus der Augenpulsader und verzweigen sich in den Muskeln des Augapfels und in dem Augenlidheber und zwar in der Regel so, dass die nach oben und außen liegenden Muskeln vom oberen, die nach unten und innen befindlichen vom unteren Aste versorgt werden.«

Eben wegen dieses Verhältnisses in der Versorgung der Muskeln und zugleich, weil der erstere der Äste mehr außen und am Anfangstheil der Art. ophthalmica, meist gleich nach Abgang der Art. lacrymalis oder von dieser selbst, abgegeben wird, der letztere jedoch mehr innen, erst nachdem die Art. ophthalmica über den Sehnerv nach der medialen Seite getreten ist, möchte ich diese Äste als Ramus muscularis externus superior und internus inferior bezeichnen; der letztere ist der stärkere und konstantere.

Außerdem gehen immer noch kleine inkonstante Muskeläste von der Art. ophth. selbst und ihren größeren Ästen ab. In den Fällen, in welchen das innere Ciliararterienstämmchen nicht Anfangs, sondern mehr distal von der Art. ophth. seinen Ursprung nimmt (II, III, V, VII, XVI, XIX, bei VIII ist kein unteres Muskelstämmchen vorhanden), zweigt es sich von einem eben mit diesem inneren unteren Muskelstämmchen gemeinsamen Aste ab.

Für diese vier Stämmchen möchte ich auch eine sichere Stelle unter den Ästen der Art. ophthalmica beanspruchen, die sie jedenfalls mit demselben Rechte verdienen, wie die Art. supraorbitalis und Art. ethmoidalis posterior.

---

[1] op. cit. pag. 599.

Was die Reihenfolge betrifft, in welcher die Hauptäste der Augenpulsader dieselbe verlassen, so wird von fast allen Autoren die Art. lacrymalis als erster Ast angeführt. Dies thut auch Haller [1]: »Initium a lacrymali fiet, qui ex primis oritur.« Diese Worte wirken dort, wo sie stehen, in so fern befremdend, als er gerade vorher die Gefäßvertheilung von 6 Fällen genau angiebt, in welchen die Art. lacrymalis nur ein einziges Mal als erster Ast genannt wird. Sonst habe ich genaue Angaben nirgends gefunden.

Den Platz des ersten Astes der Art. ophth. möchte ich nun im Widerspruch hiermit entschieden für die Art. centralis retinae beanspruchen. Der einzige, der dies Verhältnis auch so angiebt, ist Zinn [2]; doch führt derselbe nur zwei Fälle auf, von denen in dem zweiten noch abnorme Verhältnisse vorlagen.

Bei den 20 Präparaten, die ich untersuchte, war in 14 Fällen die Art. central. retinae entschieden der erste wichtige Ast (die feinen Äste an die Duralscheide des Nervus opticus rechne ich hierbei nicht mit, eben so wie ich im Folgenden einzelne Muskel- und Ciliarästchen unberücksichtigt lasse). Bei diesen 14 Fällen sind diejenigen allerdings mit gerechnet, in denen die Art. central. retinae mit einem der Ciliararterienstämmchen ein gemeinsames Ursprungsstück hat, was fast die Regel ist, worauf es aber der Art. lacrymalis gegenüber nicht ankommt. Von den 6 anderen Fällen sind 3 solche, in denen die Art. ophthalmica unter dem Nerv. opt. nach innen verläuft (I, VIII und XII), die also ohnehin abnorme Verhältnisse darbieten und desswegen eigentlich nicht mit zu rechnen sind.

Es ist, wie gesagt, sehr gewöhnlich, dass die Art. central. retinae und eines der beiden Ciliararterienstämmchen von einem gemeinsamen Stamm sich abzweigen, ein Verhältnis, das ich 14mal in den 20 Fällen beobachtete; davon war es 10mal das innere, 4mal das äußere, das hierbei in Frage kam.

Da die Ciliararterienstämmchen so innige Beziehungen zu der Art. central. retinae zeigen, lässt sich schon von vorn herein annehmen, dass ihr Ursprung, wenn sie selbständig sind, dem der eben genannten Arterie sehr benachbart sein wird; und dies ist in der That der Fall.

In den 20 Präparaten entsprang das innere Ciliararterienstämmchen 13mal vor, und 7mal von oder nach der Art. lacrymalis.

[1] op. cit. pag. 39, zweite Spalte.

[2] op. cit. pag. 194 und 195.

Bei dem äußeren Stämmchen gestaltete sich dieses Verhältnis wie 14 : 6. Von den 13 entsprang, wie gesagt, 10 mal das innere Ciliararterienstämmchen aus einem mit der Art. central. retinae gemeinsamen Ast; so möchte ich denn, wenn es überhaupt erlaubt ist, nach 20 Fällen ein Schema für die Norm zu konstruiren, in demselben die Anordnung so treffen, dass das innere Ciliararterienstämmchen von der Art. centralis retinae sich abzweigt, während das äußere gleich nach dieser als zweiter Ast, vor der Art. lacrymalis abgeht.

Es ist vielleicht kein Zufall, dass gerade diese drei Stämmchen, die die intimsten Beziehungen zum Bulbus eingehen, als erste Äste und so dicht bei einander von der Art. ophthalmica entspringen.

Die Art. lacrymalis wäre demnach erst der dritte Ast; sie entspringt auf der äußeren Seite der Cirkumferenz und läuft zwischen Musculus rectus superior und externus nach vorn und außen zur Thränendrüse. Es folgt alsdann das obere äußere Muskelstämmchen, das auch von der Art. lacrymalis abgegeben werden kann. Der nächste Ast ist die Art. supraorbitalis, die meist dort die Art. ophth. verlässt, wo diese gerade über den Sehnerv hinwegzieht. Die Art. ethmoidalis posterior ist im Ursprung sehr variabel: Bei den 20 Präparaten ging sie 8 mal von der Art. supraorbitalis ab, 5 mal selbstständig vor dieser, 2 mal selbständig nach derselben, 5 mal fehlte sie ganz, so dass sie in dem Schema als gemeinsam mit der Art. supraorbitalis entspringend oder als Ast derselben angeführt werden muss.

Nach dem Übertritt der Art. ophthalmica auf die innere Seite des Sehnerven geht an der unteren Cirkumferenz der Arterie das starke, untere innere Muskelstämmchen ab, worauf, als letzter Ast in der Orbita, ziemlich weit vorn die Art. ethmoidales anterior abgegeben wird.

Das Schema für die Reihenfolge der Ophthalmicaverästelung wäre demnach folgendes:

1) Art. centralis retinae mit dem inneren Ciliararterienstämmchen,
2) äußeres Ciliararterienstämmchen,
3) Arteria lacrymalis,
4) oberes äußeres Muskelstämmchen,
5) Art. supraorbitalis mit Art. ethmoidalis post.,
6) inneres unteres Muskelstämmchen,
7) Art. ethmoidalis anterior,

8) am Ende Theilung in Artt. palpebrales med., Art. frontalis und dorsalis nasi.

Diese Anordnung würde sich, auch wieder schematisch in der in Fig. 8 dargestellten Weise bildlich gestalten, wobei dieselbe Nomenklatur wie bei den früheren Figuren beibehalten ist.

Über Abweichungen von dieser Gefäßvertheilung bleibt nicht viel mehr zu sagen.

Die wichtigste Anomalie der Art. centralis retinae ist die, dass sie nicht einfach, sondern doppelt vorhanden ist, wenn nämlich dieses Verhältnis wirklich existirt. Dass das Gefäß statt einfach, in ein Bündel von kleineren, unter einander anastomosirenden Gefäßen aufgelöst, im Sehnerv nach vorn verlief, habe ich selbst an Serienschnitten eines Sehnerven gesehen, doch habe ich eine doppelte Arterie bis jetzt nicht gefunden, und die Angaben über zwei vollständig getrennte und abgeschlossene Centralgefäße sind nicht recht deutlich. Die Stellen, auf die man sich beruft, sind folgende:

Mariotte [1]: »L'autre cause, que vous apportez, est le tronc des vaisseaux, qui sortent de la base du nerf: mais vous ne pouvez pas nier, qu'ils ne soient très-petits, et qu'on a de la peine à discerner les petits trous, par où ils passent, lorsqu'on coupe le nerf plus haut que son insertion dans l'oeil: et parceque souvent ils sortent de la base par deux petits trous différents, le diamètre de chacun desquels n'occupe pas la huitième partie de celui de la base.«

Sollten hierbei nicht Vene und Arterie die beiden verschiedenen Gefäße sein? Mariotte giebt allerdings auch weiter [2] noch eine Abbildung der inneren Retinafläche, auf der der Gefäßaustritt als ein doppelter dargestellt ist; doch ist der Austritt der Arterien nicht für den Verlauf im Sehnerven selbst maßgebend. Dasselbe lässt sich gegen den Fall von Barkow [3] einwenden, bei dem »der Umfang der Retina eines menschlichen Auges der linken Seite von hinten dargestellt wird mit der Plica centralis und der Ausbreitung der Art. centralis retinae, welche, in zwei Stämmchen getheilt, aus der Papilla optica hervortrat«.

Bei Beaunis et Bouchard [4] liest man sogar: »La centrale de

---

[1] Oeuvres de Mariotte, Nouvelle decouverte touchant la vue. Leide 1717. pag. 514.

[2] ibid. pag. 527.

[3] Barkow, Blutgefäße der Säugethiere. 1866. Taf. XXXVII Fig. 7.

[4] Nouveaux éléments d'Anatomie descriptive et d'Embryologie p. Beaunis et A. Bouchard. Paris 1880. pag. 456.

la rétine naît fréquemment par deux racines.« Doch ist eben auch wieder nicht recht klar, was mit den deux racines gemeint ist. Immerhin glaube ich, dass doch eine doppelte Art. centralis retinae vorkommt, und zwar desswegen, weil HALLER [1] sie selbst gesehen zu haben angiebt: »In homine certe duos (trunculos) vidi, centralem et aliam ex ambitu arteriolam.« Eine eigenthümliche Anomalie führt LAUTH [2] an: L'artère centrale de la rétine, dans un cas observé par mon père, est partie directement de la carotide interne.« Leider bestehen dabei gar keine Angaben über den Eintritt der Arterie in die Orbita und über das Verhalten der Art. ophthalmica und ihrer anderen Äste.

Die häufigste Anomalie der Art. lacrymalis ist der Ursprung derselben aus der Art. meningea media. Ich habe dieses Verhältnis so wie die verschiedenen Varianten desselben schon bei Gelegenheit der Ursprungsanomalien der Art. ophthalmica selbst erwähnt und möchte hier nur noch einige Stellen anführen, die sich eben nur auf die Art. lacrymalis beziehen:

HALLER [3]: »Inter septendecim tamen cadavera omnino quatuor fuerunt, in quibus arteria meningea, propago externae carotidis, ex praecipuo suo trunco, per foramen aut per hilum in extrema fissura lacera, arteriam lacrymalem ad orbitam misit.«

MURRAY [4]: »Aliquando arteriam lacrymalem gignit meningea.«

VELPEAU [5]: »Quelquefois aussi la meningée moyenne envoie par la fente sphénoidale une branche assez grosse, qui remplace la lacrymale.«

BLANDIN [6]: »D'autre fois, l'artère méningée moyenne fournit seulement l'artère lacrymale.«

ARNOLD [7]: »Die Thränenpulsader entspringt zuweilen aus der Arteria meningea media.«

---

[1] op. cit. pag. 42.

[2] E. A. LAUTH, Anomalies dans la distribution des artères de l'homme Mémoires de la société d'histoire natur. de Strasbourg. Paris 1833. F. I. Livr. 2. pag. 46.

[3] op. cit. pag. 39.

[4] op. cit. pag. 24.

[5] A. L. M. VELPEAU, Traité complet d'anatomie chirurgicale, générale et topographique du corps humain. Paris 1833. pag. 308.

[6] PH. FRÉD. BLANDIN, Traité d'Anatomie topographique, second édition. Paris 1834. pag. 147.

[7] op. cit.

Barkow[1]: Abbildung eines Falles, in welchem die Art. lacrymalis von der Art. meningea media kommt und durch ein besonderes Loch im großen Keilbeinflügel in die Augenhöhle tritt.

Cruveilhier[2]: »Il n'est pas rare de la voir l'artère lacrymale provenir de l'artère méningée moyenne.«

Eine andere Ursprungsanomalie der Art. lacrymalis, bei welcher dieselbe von der Art. temporalis profunda anterior kommt, hat schon früher Erwähnung gefunden (cf. pag. 437), eben so wurde bereits auf die eigenthümliche Anordnung bei XII hingedeutet (pag. 444), durch welche schließlich ein derartiger Verlauf resultirt, dass die Art. lacrymalis direkt von der Art. carotis interna kommt und durch die Fissura orbitalis sup. die Augenhöhle erreicht, im Gegensatz zu Haller, welcher ausdrücklich hervorhebt[3]: »Ad ea omnia autem inprimis animadvertimus, hanc arteriolam, quantum ego quidem tot in exemplis vidi, nunquam a carotide interna, raro a meningea, plerumque ab ophthalmica prodire.«

Die Art. supraorbitalis, die häufig sehr schwach ausgebildet ist, zeigt in ihrem Ursprung und Verlauf wenig Abweichungen. Sie entspringt in der Regel an der Stelle, wo die Art. ophthalmica sich über den Nervus opt. hinwegschlägt, häufig (8mal unter 20) mit der Art. ethmoidales post. von einem gemeinsamen Stämmchen. Selten kommt es vor (1mal in 20 Fällen), dass diese Arterie ganz am Anfang der Art. ophth. abgeht wie bei V, wo sie gleichzeitig mit dem ersten Ast (= Art. central. retinae mit dem äußeren Ciliararterienstämmchen) nur an einer anderen Stelle der Cirkumferenz entsprang. Haller scheint dies öfter gesehen zu haben[4]: »Nascitur ab ophthalmica post centralem retinae, ea sede, qua nervus opticus ad interiora emergit, alias vero tunc demum, quando ea arteria optico nervo incumbit.« Wenn er fortfährt: »Rarius a lacrymali provenit,« so kann dies nur die Fälle betreffen, in denen durch den Verlauf der Art. ophth. unter dem Sehnerv hindurch überhaupt anomale Verhältnisse obwalten, wie in dem Fall der A. K. und bei I, worüber das Nöthige schon gesagt wurde.

Über die beiden Artt. ethmoidales ist kaum etwas zu sagen:

[1] op. cit. Taf. XVII Fig. III.

[2] J. Cruveilhier, Traité d'Anatomie descriptive. Paris 1871. Tome III. pag. 97.

[3] op. cit. pag. 39.

[4] op. cit. pag. 44.

Sie stehen betreffs ihres Volumens in reciprokem Verhältnis in so fern, als die eine sich vikariirend stärker ausbildet, wenn die andere verkümmert ist oder ganz fehlt. Letzteres ist bei der Art. ethmoidalis posterior nicht selten der Fall; doch kommt sowohl eine schwache Entwicklung (XII und XV) als auch ein Fehlen der Art. ethmoidalis ant. vor [1].

Dass die erstere häufig ein Ast der Supraorbitalarterie ist, wurde bereits erwähnt; ZUCKERKANDL [2] fasst dies als Anomalie auf. Derselbe [3] führt eine seltene Ursprungsanomalie der Antica an: »Die Art. ethmoid. ant. wurde einmal von der Stirnpulsader abgegeben.«

Von der Art. ethmoid. post. giebt HALLER [4] an, er habe sie 4 mal von der Art. lacrymalis kommen sehen. Ich habe dergleichen nicht beobachtet.

Nachdem nun in dem Vorstehenden Norm und Abnormitäten der Orbitalarterien kurz besprochen wurden, sei mir noch gestattet, im Anschluss daran die Frage kurz zu erörtern, ob und in wie fern der anomale Gefäßverlauf die Durchtrennung der Arteria ophthalmica bei der Enucleation des Bulbus der A. K. verursacht habe?

Der Verlauf der Gefäße zeigte drei Anomalien:

1) Eintritt der Art. ophth. durch den innersten Theil der Fissura orbit. sup. in die Augenhöhle,
2) Verlauf der Art. ophth. unter dem Sehnerven hindurch nach der inneren Orbitalwand,
3) Versorgung eines Theiles des Ophthalmicagebietes durch starke Ausbildung der normalen Anastomose von der Art. meningea media aus oder mit anderen Worten: Ursprung der Artt. lacrymalis und supraorbitalis von der Art. meningea media.

Keine dieser drei Anomalien genügt zur Erklärung der Verletzung: Die erste und letzte, die nur den Eintritt der Gefäße in die Orbita betreffen und auf den Verlauf derselben in dieser keinen Einfluss haben, können selbstverständlich dabei keine Rolle spielen.

Die zweitgenannte Anomalie, an sich, ist auch nicht zu beschuldigen, denn unter dem Sehnerven ist weder mehr Raumbeengung noch festeres Gefüge der Gewebe nachzuweisen, die die

[1] cf. ZUCKERKANDL, op. cit. pag. 349. 8. und HALLER, op. cit. pag. 41, zweite Spalte, oben.

[2] op. cit. pag. 349, 7.

[3] op. cit. pag. 349, 6.

[4] ibidem.

Beweglichkeit der Theile erschweren und so ein Ausweichen der Art. ophthalmica bei dem den Sehnerv durchtrennenden Scherenschlag hindern könnten. Auch dass diese Anomalie gar nicht so selten ist, spricht dagegen, derselben die Schuld an diesem Ereignis beizumessen, denn ein dreimaliges Vorkommen unter 20 Fällen, wie es auch ZUCKERKANDL beobachtete, gäbe eine Procentzahl von 15: und rechnen wir auch nur 10, so müsste man, wenn diese Anomalie an der vorliegenden Verletzung Schuld wäre, in 10 % aller Enucleationen sich auf diese Komplikation gefasst machen, was mit der Erfahrung in Widerspruch steht.

Aber dennoch ist es diese Anomalie, mit der die Verletzung in Zusammenhang steht, und welche die Durchtrennung der Art. ophthalmica schließlich, wenn auch nur mittelbar, verursacht hat.

Ich habe bei der Besprechung derselben hervorgehoben, dass sie auf zwei Wegen zu Stande kommen kann: Durch starke Ausbildung der Anastomose zwischen Ästen, die zur Duralscheide des Nervus opticus gehen, und durch Vermittelung des Astes, der die Art. central. retinae und das innere Ciliararterienstämmchen abgiebt. Der letztere Fall ist es, der uns die Erklärung der Verletzung bringt.

Ich muss hier ein anatomisches Faktum erwähnen, das ich vorher nur kurz berührte und das an dieser Stelle noch besonders betont werden muss.

Die Art. ophthalmica tritt aus dem Binnenraume der die Schädelhöhle auskleidenden Dura mater durch das Foramen opticum in die Augenhöhle. Da nun die Dura mater sich am Foramen opticum in zwei Lamellen spaltet, von denen die eine die Periorbita abgiebt, während die andere die Duralscheide des Nervus opticus bildet, so muss die Art. ophthalmica, um in die Augenhöhle, d. h. in den Raum zwischen beiden Lamellen zu gelangen, die letztere, die innere durchbohren. Dieses Hindurchtreten geschieht meist sehr allmählich und beginnt oft schon am Anfang des Foramen opticum, in welchem Falle dann die Arterie hier schon durch eine Durallamelle vom Nervenstamm getrennt ist. Die Art. centralis retinae nun, der erste Ast der Art. ophth., verlässt diese gewöhnlich schon dort, wo dieselbe noch nicht durch die ganze Dicke der Durallamelle hindurchgetreten ist. In solchen Fällen kommt es vor, dass dann die Art. centralis retinae auf ihrem ganzen Verlauf durch eine, manchmal allerdings sehr dünne, Duralscheidenlamelle überzogen bleibt und also, so zu sagen, gar nicht in den eigentlichen Raum der Augenhöhle

austritt. Ist in solch einem Falle das innere Ciliararterienstämmchen oder dieses und noch ein Muskelstämmchen mit der Art. centralis retinae verbunden in der Weise, dass diese von einem gemeinsamen Stämmchen, dem stärker entwickelten Anfangstheil der Art. centralis retinae abgehen, dann gilt für diese Äste bis zu ihrer Abzweigungsstelle dasselbe, d. h. sie werden auch durch eine Durallamelle umschlossen und an den Sehnerv fixirt.

Dieser Befund ist jedoch nur das Resultat der makroskopischen Präparation; das Gewebe der Lamelle wurde in solchen Fällen mikroskopisch als straffes Bindegewebe erkannt. Doch bleibt mir noch vorbehalten, diese Thatsache durch Untersuchung mittels Serienschnitten zu bestätigen und zu erhärten.

Tritt nun der Fall ein, dass die Art. ophthalmica ihren Verlauf unter dem Sehnerv hindurch nimmt und dabei den vorhin erwähnten Weg einschlägt, so benutzt sie streckenweise die eigentlich der Arteria centralis retinae angehörende Bahn und kann dann auch in dieser Ausdehnung von der erwähnten Lamelle überzogen und an den Sehnerv fixirt sein.

So lagen nun die Verhältnisse bei VIII, was mich mit bewog, das Zustandekommen der besprochenen Anomalie in diesem Falle auf die Anastomose mittels der Art. central. retinae zu beziehen (pag. 446), so lagen sie auch in dem Fall A. K., und zwar auf beiden Seiten. Bei der Präparation zeigte sich in allen drei Fällen der proximale Theil der Art. ophthalmica durch die Durallamelle eng dem Sehnerven angeschlossen.

Bei der Enucleation des Bulbus auf der rechten Seite der A. K. wurde nun der Sehnerv möglichst weit hinten durchschnitten und auf diese Weise derselbe dort durchtrennt, wo die Art. ophthalmica in Folge der eben erwähnten Verhältnisse noch an den Sehnerv fixirt war. So musste denn mit diesem zugleich die Arterie durchschnitten werden.

Ich glaube nicht zu irren, wenn ich der Durchtrennung der Art. ophthalmica im vorliegenden Falle diese Erklärung gebe. Sie scheint vielleicht gekünstelt und gesucht; aber ist sonst auch eine Erklärung entschieden immer um so besser und einleuchtender, je einfacher sie ist, so spricht doch im vorliegenden Falle gerade der Umstand, dass so viele Bedingungen erfüllt sein müssen, für mich, denn einfachere Verhältnisse kommen leichter und häufiger zu Stande, während ein seltenes Vorkommen, wie in diesem Falle, wieder komplicirtere Bedingungen voraussetzen lässt.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXII und XXIII.

Fig. 1 u. 2. *r.l* Radix lateralis des kleinen Keilbeinflügels, *c.b* Kapsel des Bulbus, *p.s* oberes Augenlid ohne Haut, *g.l* Thränendrüse, *l.p.e.r.s* Musculi levator palpebrae sup. und rectus sup., *d.m* Dura mater, *ch* Chiasma, *n.o* Nervus opticus, *a.c.i* Arteria carotis interna, *a.m.m* Arteria meningea media.

Fig. 3 *a*. (A. K. rechts, wirklicher Befund.)
B Bulbus, *n.o* Nervus opticus, *a.c.i* Art. carotis interna, *a.o* Arteria ophthalmica, *a.c.r* Art. centralis retinae, *tr.m.c* Truncus musculo-ciliaris, *a.l* Art. lacrymalis, *r.a* Ramus anastomoticus zwischen Art. supraorbitalis und Art. ophthalmica, *a.s.o* Art. supraorbitalis, *a.e.a* Art. ethmoidalis ant., *a.e.p* Art. ethmoidalis post., *x* und *y* zu Grunde gegangene Strecken der Art. ophthalmica, *r.l.a.p.o.s* Radix lateralis alae parvae ossis sphenoidei.

Fig. 3 *b*. (A. K. rechts, rekonstruirter normaler Verlauf.)
r.a.o Ramus anastomoticus zwischen Ästen der Art. ophthalmica, *r.a.m* Ramus anastomoticus zwischen Art. lacrymalis und Art. meningea med. durch die Fissura orbitalis superior hindurch, *r.a.c* Ramus anastomoticus zwischen Art. carotis interna und Art. ophthalmica durch die Fissura orbitalis superior hindurch.

Fig. 4 *a*. (A. K. links, wirklicher Befund.)
tr.m.s.e Truncus muscularis superior, exterior, *tr.m.if.it* Truncus muscularis inferior, interior, *tr.c.e* Truncus ciliaris externus, *tr.c.i* Truncus ciliaris internus, *x* zu Grunde gegangene Strecke der eigentlichen Art. ophthalmica.

Fig. 4 *b*. (A. K. links, rekonstruirter normaler Verlauf.)
r.a Ramus anastomoticus zwischen dem Truncus musculo-ciliaris und einer mehr distal gelegenen Stelle der Art. ophthalmica.

Fig. 5 *a*. (I, wirklicher Befund.)
tr.c.e Truncus ciliaris externus, *tr.c.i* 1 und 2 Truncus ciliaris internus primus und secundus, *x* zu Grunde gegangene Strecke der eigentlichen Art. ophthalmica.

Fig. 5 *b*. (I, rekonstruirter normaler Verlauf.)
r.a Ramus anastomoticus zwischen Ästen der Art. ophthalmica unter dem Sehnerv hindurch.

Fig. 6 *a*. (VIII, wirklicher Befund.)
r.a Ramus anastomoticus zwischen Art. lacrymalis und einem Muskelast, der weiter distal von der Art. ophthalmica abgeht.

Fig. 6 *b*. (VIII, rekonstruirter normaler Verlauf.)
r.a Ramus anastomoticus zwischen Muskelästen des Truncus musculo-ciliaris und der Art. ophthalmica weiter distal, *tr.c* Truncus communis für Art. centralis retinae, inneres Ciliararterienstämmchen und inneres Muskelstämmchen.

Fig. 7 *a*. (XII, wirklicher Befund.)
x und *y* zu Grunde gegangene Strecken der eigentlichen Arteria ophthalmica.

Fig. 7 *b*. (XII, rekonstruirter normaler Verlauf.)
r.a.c Ramus anastomoticus zwischen Art. carotis interna und Art. ophthalmica durch die Fissura orbitalis superior hindurch, *r.a.o* Ramus anastomoticus zwischen Ästen der Arteria ophthalmica unter dem Sehnerv hindurch.

Fig. 8. Schema für die Norm.

Fig 1

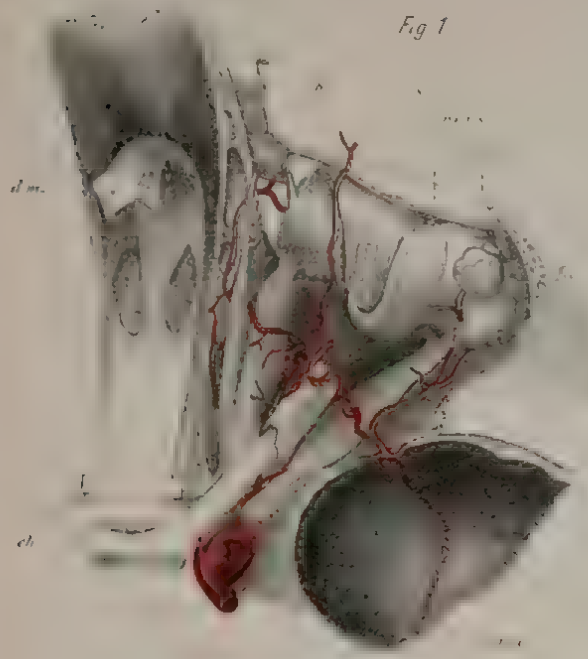


Fig 2.

Fig 3a

Fig 3b

Fig 3c

Wilh. Engelmann in

Wilh. Engelmann

Die vom Facialis innervirten Muskeln des Halses, Nackens und des Schädels eines jungen Gorilla („Gesichtsmuskeln").

Von

Georg Ruge.

Mit Tafel XXIV.

Diese Blätter enthalten einen Nachtrag zu den »Untersuchungen über die Gesichtsmuskeln der Primaten«. (Leipzig, Verlag von W. Engelmann 1887.)

Manche der hier zu beschreibenden Thatsachen konnten in jenem Werke, und zwar nach Maßgabe der damals vorgeschrittenen Präparation des in Betracht kommenden Objektes bereits verwerthet werden; ein sehr großer Theil derselben musste jedoch unberücksichtigt bleiben. Eine hinreichend genaue Darstellung konnte damals auch den Thatsachen nicht gewidmet werden, da zur Veranschaulichung derselben getreue Abbildungen dem Leser hätten zur Seite stehen sollen. Solche konnten erst dem vorliegenden Aufsatze beigefügt werden.

Einige der damals verwertheten Thatsachen erschienen später in einem etwas anderen Lichte, viele lassen jetzt eine strengere Beurtheilung zu, so dass es hier nicht nur um eine Art Vervollständigung, sondern auch um eine strengere Fassung des Sachverhaltes und um eine strengere Eintheilung des Stoffes sich handeln wird.

Noch andere Gründe lassen diese Publikation gerechtfertigt erscheinen. Der Gegenstand, welcher mich Jahre lang in Anspruch nahm, erweckte das lebhafte Interesse, auch den Gorilla in den Kreis der Betrachtungen zu ziehen, zumal ich der Autoren Angaben

über wichtige Punkte in Sachen der Gesichtsmuskulatur jenes Thieres nicht Glauben zu schenken vermochte. Werthvolle Resultate einer mühsamen Untersuchung vor Allem bestimmen mich heute, eine ausführliche Darstellung des aufgefundenen Sachverhaltes zu geben, um an dieselben anzuknüpfen und eine Vergleichung der Zustände des Gorilla mit denjenigen der anderen Anthropoiden durchzuführen. Wir werden sehen, wie sehr einerseits der Gorilla von dem Orang in allen wichtigen Einrichtungen sich entfernt, wie sehr andererseits der Gorilla dem Schimpanse sich nähert. In vielen Punkten lässt die Stellung des Gorilla zum Schimpanse und Beider zum Menschen sich genau angeben, in welcher der Erstere meistens auf einer weit höheren Stufe als Schimpanse sich befindet. Während die Gesichtsmuskeln des Schimpanse, Gorilla und des Menschen nach »einem« Typus sich angeordnet erweisen, in »einer« Entwicklungsreihe zu liegen scheinen, so fällt fast überall der abweichende Charakter der Muskulatur des Orang in die Augen, welche an diejenige der anderen zwei Anthropoiden und des Menschen sich nur selten in direktem Anschlusse befindet.

Den Verhältnissen an der Muskulatur des Gorilla läuft die Verbreitungsart des Nervus facialis im Gesichte parallel. Sie wird ebenfalls zu einem werthvollen Dokumente für mancherlei Schlussfolgerungen über die Stellung der Anthropoiden zu einander und über die Entstehungsweise der Geflechtbildungen im Gebiete des Facialis.

Abgesehen von solchen Ergebnissen erschien es mir wünschenswerth, nachdem für eine wissenschaftliche Behandlung der Gesichtsmuskulatur überhaupt der Grund gelegt war, die Resultate vergleichend anatomischer Forschung auch auf die Darstellung des Thatbestandes »eines« Thieres in Anwendung zu bringen. Eine derartige Darstellung wird sich, wie ich hoffe, auch auf diejenige menschlicher Einrichtungen übertragen lassen.

Fernerhin hätte ich nur ungern von der Veröffentlichung dieser Blätter Abstand genommen, weil die Exaktheit der präparatorischen und bildlichen Darstellung der Muskulatur und der Nerven vom Gorilla wegen der allmählich erworbenen Übung und gesteigerten Aufmerksamkeit auf feinere Verhältnisse eine ungleich größere war als die der Präparation an anderen untersuchten Thieren. Wie wünschenswerth aber eine gewissenhafte Darstellung der Gesichtsmuskeln des Gorilla erscheint, wird derjenige ermessen können, welcher die letzten Publikationen auf unserem Gebiete kennen lernte.

Von einer eingehenden Berücksichtigung der älteren Litteratur habe ich Abstand genommen, da dieselbe in dem oben erwähnten Werke bereits aufgeführt wurde und dieselbe für die hier gestellte Aufgabe förderlich sich nicht erweisen kann. Ich werde hier und da auf die »Beiträge zur Kenntnis des Gorilla und Schimpanse« von Ehlers als auf die genaueste Beschreibung der Gesichtsmuskeln des Gorilla hinweisen (Abhandlungen der Königlichen Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen, Bd. 28. 1881) und mich des öftern auf meine Untersuchungen über die Gesichtsmuskulatur der Halbaffen (Morphologisches Jahrbuch Bd. XI. 1885) zu berufen haben.

Neuerdings ist eine Beschreibung der Gesichtsmuskeln eines jungen männlichen Gorilla in den Bulletins de la société d'anthropologie de Paris (T. VIII. 1885. pag. 583) erschienen. Sie stammt von Th. Chudzinski her. Das Thatsächliche ist auf zwei und einer halben Oktavseite vorgeführt. Die Beschreibung ist eine skizzenhafte zu nennen. Ein Holzschnitt begleitet die Beschreibung; aus ihm kann man einen tieferen Einblick in die Anordnung der Muskulatur nicht gewinnen. Es ist mir leider nicht einmal möglich gewesen, aus der Figur zu entnehmen, welche Muskeln hier und dort die oberflächlichen und welche die tiefen seien. Es ist auf diese Weise schwer, sich ein getreues Bild des Thatsächlichen zu machen, in so fern man überzeugt ist, dass letzteres zuweilen nicht getreu dargestellt wurde. Nach der Beschreibung Chudzinski's findet in manchen Gebieten eine nicht unbedeutende Abweichung von den Verhältnissen statt, welche ich beim Gorilla fand. Dahin gehört z. B. das ganze Gebiet des Musc. auricularis ant. et sup. und des M. frontalis. Chudzinski stellt diese beiden Muskeln so dar, dass sie im Wesentlichen mit den von mir beim Orang gefundenen Zuständen vielmehr als mit denen des Gorilla und des Schimpanse übereinstimmen. Über die Tragweite dieser in den Beschreibungen herrschenden Verschiedenheiten muss ich mich meines Urtheils enthalten. Auf einzelne Angaben Chudzinski's kommen wir zurück.

Außerdem erfordern noch zwei Arbeiten, welche unabhängig von meinen Untersuchungen unternommen wurden, Berücksichtigung. Sie wurden auf Anregung des Herrn Professor Aeby unternommen. Die eine Arbeit stammt von Perregaux her und ist betitelt: »Einiges über die Lippenmuskulatur der Säugethiere« (Inauguraldissertation. Bern 1884); die andere stammt von Rex und bringt einen »Beitrag zur Kenntnis der Muskulatur der Mundspalte der Affen« (Morphologisches Jahrbuch. Bd. XII. 1886).

Diese zwei Aufsätze greifen mitten in unser Thema hinein: sie verdienen um so mehr unser Interesse, als die Verfasser auf einem anderen Wege an die Lösung der Frage nach dem Wesen der Lippenmuskulatur herantreten. Beide Autoren zerlegten die fleischige Lippe verschiedener Thiere in mikroskopische Schnitte, wodurch namentlich ein Aufschluss über feinste Verhältnisse der Muskeln zu erwarten stand. Was die Anwendung der mikroskopischen Untersuchungsmethode auf die gröberen Verhältnisse der Gesichtsmuskulatur anbetrifft, so habe ich auf das Unzulängliche derselben in den Untersuchungen über die Primaten hingewiesen (O. c. pag. 4). Die Arbeiten der beiden genannten Autoren bewahrheiten das dort Gesagte; denn die Annahme eines M. triangularis z. B. bei den Nagern und Raubthieren hätte eine präparatorische Darstellung nicht zugelassen.

Eine eingehende Berücksichtigung widmet Schwalbe in der jüngst erschienenen Lieferung seines Lehrbuches der Anatomie der Sinnesorgane den Muskeln des äußeren Ohres (Bd. II. Abth. III. Erlangen 1886, pag. 419). Wir werden auf diese Angaben Rücksicht zu nehmen haben.

In einem kleinen »Der Musculus superciliaris« betitelten Aufsatze beschäftigt sich Merkel mit den Gesichtspunkten, nach welchen man den Musc. orbicularis oculi einzutheilen habe (Anatom. Anzeiger. Jahrgang II, Nr. 1). Merkel kommt zu dem Resultate, dass der M. palpebralis, M. orbitalis, M. malaris und der M. superciliaris Theile des Orbicularis seien. Aus verschiedenen Gründen, welche beim Orbicularis oculi kurz zusammengestellt sind, können wir der Merkel-schen Eintheilung nicht folgen.

I. Gebiet des Platysma myoides.

Zum Gebiete des Platysma myoides zählen wir alle diejenigen Muskeln des Halses, Nackens und des Kopfes, welche bei den Halbaffen in genetischem Zusammenhange unter einander angetroffen wurden und letzteren entweder direkt oder indirekt mit dem Subcutaneus colli s. Platysma bekundeten. Wenn wir einerseits die Einheitlichkeit dieser Muskeln bei den Primaten hier und da aufgegeben fanden, aber dennoch auf dieselbe schließen mussten, so konnten wir andererseits auch die Möglichkeit nicht ausschließen, dass das ganze Platysmagebiet bei niederen Säugethierabtheilungen mit anderen Muskelgruppen noch wird im Zusammenhange angetroffen werden können. Sollte dieser Nachweis einmal geführt wer-

den, so wird man dennoch gegen die erworbene Selbständigkeit des Platysmagebietes bei den Prosimiern und Primaten nichts einwenden können. Desshalb halte ich die hier getroffene Eintheilung für eine wohl begründete, für eine naturgemäße. Durch jenen Nachweis würde sich das Platysmagebiet als ein Theil einer größeren Muskelgruppe, der gesammten Gesichtsmuskulatur, thatsächlich weiter begründen lassen.

Das erste Glied der Platysmagruppe ist das Platysma myoides selbst; es ist das vornehmste, da es mit Recht als der Mutterboden für die in die verschiedensten Regionen des Kopfes hinein gerückten und theilweise hier abgespaltenen anderen Glieder der Gruppe, als der am Halse indifferent sich forterhaltende Rest einer auf den Kopf fortgesetzten Muskulatur bezeichnet wurde (Gegenbaur). An ihm finden sich beim Gorilla noch zahlreiche, an ein primitiveres Verhalten anknüpfende Zustände.

Platysma myoides (Subcut. colli).

(Fig. 1.)

Der platte subcutane Muskel besteht aus nahezu parallel neben einander liegenden Bündeln. Diese verlaufen von der Unterlippe, dem Mundwinkel, der Oberlippe und von der Wange her über den Rand des Unterkiefers zum Halse und zur Brust herab. Der freie Rand des Unterkiefers ist vom Kinne aus lateralwärts kontinuirlich vom Platysma bedeckt. Es besteht unterhalb der Ohrmuschel eine 1 cm große, vom Platysma nicht überlagerte Strecke. Vom Kinne bis zum Kieferwinkel sind derbe Bündel eng an einander gereiht, während weiter ohrwärts die Elemente von einander getrennt liegen und eine zartere Beschaffenheit annehmen. Die derben medialen Theile finden vorn am Halse Verbreitung, lösen sich hier allenthalben in Bündelgruppen von 2—3 mm Breite auf; dies hängt mit ihrer abwärts stattfindenden Divergenz zusammen. So sind denn die über den Kieferwinkel streichenden Elemente lateral- und abwärts zur Regio acromialis verfolgbar. Die lateral sich anschließenden, von dem Mundwinkel, der Oberlippe und von der Wange kommenden Bündel werden am Halse allmählich schwächer; sie divergiren stärker als die medialen und bedecken auf diese Weise, unter Umänderung eines steilen Verlaufes in einen schrägen und aufwärts sogar in einen queren Verlauf, die ganze seitliche Fläche des Halses. Sie erinnern durch diese Verlaufsrichtung an ein primitives Verhalten

in welchem das Platysma noch über die ganze Nackenregion sich ausbreitete. Die oberen Platysmabündel, aus der Regio parotideamasseterica stammend, verlaufen 1 cm unterhalb der Ohrmuschel nach hinten und ein wenig nach unten; sie verlieren sich, 2 cm vom Kieferrande entfernt, in der oberflächlichsten und dicht unter der Haut befindlichen Fascie. Die unter dem Angulus mandibulae vom Mundwinkel her verfolgbaren Bündel endigen in der subcutanen Fascie der Regio acromialis. Die aufwärts sich anschließenden Halsbündel sind in einer von der Ohrmuschel zum Acromion gehenden Linie der Hautfascie adhärent. Letztere setzt sich nach hinten fort und steht in der oberen Nackenregion mit den später zu erwähnenden Muskeltheilen hinter dem Ohre in engster Beziehung. Am übrigen Nackentheile fehlen jegliche auf das Platysma zurückführbare muskulöse Theile. Hierin schließt der Gorilla sich eng an die übrigen Anthroproiden an: beim Orang reichten nur die unmittelbar über dem Akromion befindlichen Bündel weiter auf den Nacken hinauf, während die Endigung des Platysma beim Schimpanse in fast gleicher Weise wie beim Gorilla in einer vom Akromion zum Ohre gehenden Linie statt hat. Das normale Verhalten beim Menschen stimmt mit demjenigen des Schimpanse und Gorilla überein. Da das Platysma einstmals bis zur Medianlinie des ganzen Nackens sich ausdehnte, was aus meinen Untersuchungen mit Sicherheit hervorgeht, so ist der Schluss erlaubt, dass die Reduktion der Nackenportion unter den von mir untersuchten Anthropoiden beim Orang den geringsten Weg zurücklegte, beim Schimpanse und Gorilla und auch beim Menschen als eine vollendete zu betrachten ist.

Wir haben auf Grund von Thatsachen keinen Anhaltspunkt zur Entscheidung gewonnen, ob die Anheftung des Platysma wie bei einigen Prosimiern und niederen Primaten auch bei den Anthropoiden einstens eine zwiefache war. Bei jenen heftete der Muskel sich mit oberflächlichen Lagen in einer vom Akromion zum Ohre ziehenden Linie an der Haut, mit tiefen kräftigeren am Ligamentum nuchae fest. Es ist nun möglich, dass nur die oberflächlichen Lagen bei den Anthropoiden und beim Menschen sich erhielten, während die Nackenfascie an Stelle der tiefen Schicht trat. Der enge anatomische Zusammenhang des Platysma mit jener Fascie und die Rückbildung der Nackenportion des Muskels zeugen für die genetische Zusammengehörigkeit Beider. Ich vertrete aber nicht die Meinung, dass die muskulösen Elemente sich zur Fascie direkt umgebildet hätten. An Stelle des reducirten Muskelstückes erhielt sich vor-

nehmlich der bindegewebige Bestand des Muskels, welcher für die Anheftung des restirenden Muskeltheiles dienstbar blieb.

Das Platysma des Gorilla gelangt vorn vom Halse zur Brust, an welcher es in der Höhe der dritten Rippe endigt. Beim Orang erstrecken sich die seitlichen Bündel weit auf den Oberarm herab, indessen die medialen etwa wie beim Gorilla sich verhalten. Beim Schimpanse endigt das Platysma auf der Clavicula oder dicht unter derselben. In der Ausdehnung des Platysma über die Brust hält also Gorilla zwischen den beiden anderen Anthropoiden die Mitte. Da bei den Prosimiern und bei fast allen niederen Primaten das Platysma bereits am Halse oder in der Höhe der Clavicula endigt, so dürfen wir mit einem gewissen Rechte, aber nicht mit einem größeren, ein solches Verhalten für die Anthropoiden als ein primitives ausgeben und die weiter distalwärts verlegte Brustinsertion als eine sekundär erfolgte Erscheinung betrachten. Demgemäß stellt sich Schimpanse in diesem Punkte am tiefsten, ihm reiht sich Gorilla und der Mensch an, während der Orang durch die Oberarmportion des Platysma am weitesten von dem Ursprünglichen sich entfernen würde.

Die Insertion der Brustfasern ist beim Gorilla eine verschiedenartige. Die medialen heften sich auf dem Sternum und lateral von diesem in einer Ausdehnung von 2,5 cm an der Fascie des Pectoralis maior an; sie liegen also in der Tiefe. Die lateralen Fasern vereinigen sich innigst mit der derben subcutanen Fascie; sie endigen also nicht an der Haut, welche ohne jegliche Verletzung der Muskelelemente abgelöst werden konnte und auf letzteren und der Fascie verschiebbar sich erwies. Dieses Verhalten stimmt mit dem von Welcker für den Menschen beschriebenen nicht überein. In wie weit die oberflächliche Brustfascie mit dem Platysma in genetischem Zusammenhange sich befinde, vermag ich nicht zu beantworten.

Verhalten des Platysma zur Medianlinie des Halses. Der Muskel ist der Medianlinie des Halses zu fast überall scharf berandet. Auf dem Brustbeine schließen beide Platysma eng an einander; an der Incisura sterni bleiben sie 3,5 mm, in der Mitte des Halses 5 mm von einander entfernt. In der Höhe des Zungenbeines, 2 cm vom Kinne entfernt, sind die beiderseitigen Muskeln wieder vereinigt. Weiter aufwärts überschreiten mediale Bündel die Grenze und kreuzen einander. Zwei kräftige, unterhalb des Kinnes sich ablösende Bündel der rechten Seite verbleiben oberflächlich und gelangen über den Kieferrand der linken Körperhälfte. Sie heften

sich, 1 cm von der Medianlinie entfernt, gemeinsam mit dem Triangularis an der subcutanen Fascie der Unterlippe fest. (Auf der Fig. 1 sind die rechtsseitigen Bündel sichtbar.) Die tiefer lagernden, linksseitigen Platysmabündel erreichen nach der Überschreitung der Medianlinie nur den Rand der rechten Kieferhälfte. Am Kinne und an der Unterlippe findet eine lebhaftere Kreuzung der unter spitzen Winkeln zusammentreffenden Muskelfasern statt. Die Bündel inseriren nach kurzem Verlaufe über die Medianlinie und nach enger Verflechtung unter einander an der Haut. Auf diese Weise erhält das Platysma einen Angriffspunkt auf Kinn- und Unterlippenhaut, welche durch dasselbe sicher einmal haben energisch herabgezogen werden können.

Bei Halbaffen und niederen Primaten blieben die beiderseitigen Muskeln sehr weit von einander getrennt. Die mediane Annäherung kommt erst bei höheren Primatenformen zu Stande; sie musste als ein Fortschritt in der Geschichte des Platysma gedeutet werden. Als den Ausdruck einer noch lebhafteren Weiterentwicklung des Muskels nach dieser Richtung sahen wir die Kreuzung der Muskeln in der Medianlinie an, durch welche auch der höhere funktionelle Werth ohne Weiteres verständlich ward. Diese Kreuzung tritt zuerst unter dem Kinne bei den Primaten auf und pflanzt sich dann von hier aus aufwärts auf Kinn und Unterlippe fort. Beim Menschen ward sie in der mannigfaltigsten Weise angetroffen; sie findet sich an der Unterlippe und vermag sich von hier nach unten über den ganzen Hals und sogar in ganz eigener Art auf die Brust zu erstrecken. Diese Thatsachen verbieten die Annahme, dass das Platysma der höheren Primaten in der Rückbildung begriffen sei; sie sprechen im Gegentheile für eine progressive Entwicklung. Der Gorilla schließt sich nun auch in Hinsicht dieses Punktes eng an die übrigen Anthropoiden und an den Menschen an. In der Stufenreihe nimmt Orang den niedersten Platz ein, es folgen Gorilla und dann Schimpanse.

In der Arbeit über die Gesichtsmuskeln der Primaten wurde hervorgehoben, dass in der Kreuzung sich nur eine kräftige Entfaltung beider Platysma äußere, dass dieselbe auf verschiedenen Pfaden und selbständig bei den einzelnen Formen errungen sein kann, dass desshalb auch die Platysmakreuzung beim Menschen nicht von derjenigen bei den Cynocephaliden etc. ohne Weiteres hergeleitet werden dürfe, wogegen auch die verschiedene Art ihrer Ausbildung aufgeführt werden muss.

Ferner ist zu betonen, dass, wenn schon die weite Entfernung beider Platysma von einander am Halse als die Urform für die Primaten, die mediane Berührung und Kreuzung aber als später erworbene Erscheinungen angesehen werden müssen, der Urform für die Primaten nichtsdestoweniger ein anderes Verhalten vorhergegangen sein kann. Sollte dieses auch dem jetzigen Verhalten der höheren Primaten irgend wie entsprechen, so darf man letzteres dennoch nicht als ein atavistisches, sondern nur als eine von Neuem eingeleitete Weiterbildung ausgeben.

Bevor wir das Verhalten des Platysma im Antlitze besprechen, ist es nöthig, auf dasjenige in der oberen Nackenregion näher einzugehen, in welcher bei niederen Formen ein direkter Zusammenhang mit den Muskeln hinter der Ohrmuschel sich nachweisen ließ. Nach dem Verluste des Zusammenhanges erhielten sich zuweilen abgesprengte Platysmareste am Nacken, und die Muskeln der Hinterhauptsgegend wurden selbständig. Beide Arten von Gebilden sind beim Gorilla vertreten.

Hinter dem Gehörgange erwarben sich das Bürgerrecht:

1) der auf dem Occipitale gelagerte und zur Schädelfascie so wie zum Ohre gehende Musc. auriculo-occipitalis,

2) der vom Occipitale oder vom Felsenbeine (Pars mast.) entstehende und zur Ohrmuschel ziehende Musc. auricularis posterior sive retrahens auriculae,

3) der auf die mediale Fläche der Ohrmuschel verlegte Musculus auriculae proprius posterior (Musc. transversus et obliquus des Menschen).

Genetische Beziehungen der hinteren Ohrmuscheln mit dem Platysma beim Gorilla: Nackentheile des Platysma (cf. Op. cit. pag. 15). Ein direkter Zusammenhang besteht zwischen beiden Muskelgebieten nicht mehr; jedoch bleibt die einstmalige weitere Ausdehnung des Platysma nach hinten durch eine derbe Fascie angedeutet, in welche die Platysmabündel lateral übergehen (Fig. 1), und welcher die oberen fest angeheftet sind. Die Fascie bildet eine Art Fortsetzung des Platysma: durch sie gelangt Letzteres bis zur Medianlinie des Nackens und in derselben aufwärts bis zur Protuberantia occipitalis externa. Die Fascienbündel verlaufen als Fortsetzung des Platysma in querer Richtung nach hinten und ein wenig nach oben. In dem oberen Theile der Nackenregion befinden sich zwei Muskelchen, welche in verschiedener Weise mit der

genannten Fascie in naher Beziehung stehen (vgl. Fig. 1). Das eine verläuft als ein 0,3—0,4 cm breiter Streifen in fast querer Richtung und parallel dem M. auricularis posterior, etwa 1 cm von diesem entfernt, vom unteren Theile der Ohrmuschel aus über den Nacken. Es ist vom oberen Rande des Platysma 2 cm abgetrennt; es geht etwa 0,8 cm hinter der Ohrmuschel in zarte Sehnenfasern über, welche theilweise zur Eminentia conchae, theilweise unter derselben auslaufen. Der dem Ohre benachbarte Theil des Muskels ist fest in die vom Platysma ausgehende Fascie eingelassen; weiter nach hinten erlangt der Muskel eine oberflächlichere Lage derartig, dass er hier in leichtem Bogen nach unten verläuft und auf der Fascie sich ausbreitet: er geht in Sehnenfasern über und endigt etwa 3,5 cm von der Concha entfernt. Der ganze Muskelstreif kann nur als ein oben liegen gebliebenes Stück des ursprünglich bis an den Auricularis posterior ausgedehnten Platysma gedeutet werden. Die zwischen ihm und dem Platysma liegende Fascie trat an die Stelle rückgebildeter Muskelstrecken, wobei ihre Elemente die frühere Muskelrichtung beibehielten. Als tiefe Fascia nuchae reicht sie bis zur Mittellinie des Nackens; sie entspricht sehr wahrscheinlich der tiefen Lage des Platysma, welche bei Hapale, Cebus, Cynocephalus noch vorhanden ist und hier gleichfalls bis zur Nackenmittellinie sich ausdehnt. Wenn dem so ist, dann können die auf der Fascie endigenden Sehnenbündel des oberen Muskelstreifens als Reste der bei jenen Thieren oberflächlich endigenden Schicht des Platysma aufgefasst werden.

Die Ansicht, dass die Nackenfascie des Gorilla aus rückgebildeten Platysmatheilen hervorgegangen ist, wird fernerhin durch die Thatsache gestützt, dass sie dicht unter der Protub. occipitalis ext. ganz kontinuirlich in eine zweite Muskellage sich fortsetzt, die einen medialen, nunmehr auch abgesprengten Rest der Nackenpartie des Platysma vorstellt. Die Sehnenfasern der Fascie gehen etwa 1,5 cm von der Linea nuchae sup. des Occipitale entfernt in derbe Muskelbündel über, welche nach oben konvergiren, um zur Prot. occip. und lateral von dieser zur Linea nuchae superior in einer Ausdehnung von 0,5 cm sich zu begeben. Der Muskel bedeckt einen Nackentheil des Musc. auriculo-occipitalis und gemeinsam mit der Nackenfascie den Cucullaris (vgl. Fig. 1, auf welcher das Muskelchen nicht in der ganzen Ausdehnung sichtbar ist). Einige Bündel gehen medial und unterhalb der Protub. occipit. in eine Sehnenplatte über, welche sich sekundär mit der Ursprungssehne des Cucullaris fest vereinigte. Die

Auflagerung des Muskelchens auf dem Nackentheile des Auriculo-occipitalis ist ein erworbener Zustand (ähnlich wie bei Chiromys, vgl. den cit. Aufsatz über die Gesichtsmuskeln der Halbaffen Fig. 15): er sowohl als auch der Übergang des Muskels in die Fascia nuchae sprechen gegen den Einwand, dass der Muskel ein abgespaltener Theil des Cucullaris sein könne.

Bei den von mir untersuchten Exemplaren der anderen Anthropoiden, Orang und Schimpanse, habe ich keine Spuren von abgesprengten Nackenresten des Platysma nachweisen können. Die Fascia nuchae erwies sich in so fern gleichartiger; in sie ging das Platysma über. Nackenbündel des Letzteren können beim Menschen an allen Stellen unterhalb der Linea nuchae superior auftreten: sie werden beim Erwachsenen für bestimmte Regionen sogar als normale Befunde aufgeführt. Die vom Gorilla beschriebenen Zustände bieten daher mit den menschlichen am ehesten Punkte der Übereinstimmung. Bis zu demjenigen Orte, an welchem beim Gorilla der dem Ohre benachbarte Muskelstreif sich vorfindet, breitet sich z. B. bei menschlichen Embryonen zuweilen das Platysma aus (vgl. Gesichtsmuskulatur der Primaten Fig. 36); ein Gleiches ist bei Neugeborenen (O. c. Fig. 39, 40 und 47), auch bei Erwachsenen anzutreffen. Nicht selten aber sind auch beim Menschen an ganz gleichem Orte wie beim Gorilla Platysmatheile abgespalten (vgl. O. c. Fig. 42). — Das an die obere Nackenlinie anstoßende mediale Platysmastück des Gorilla entspricht dem unteren Theile des menschlichen »normalen« Musc. transversus nuchae, dessen oberer Abschnitt oft durch restirende mediale Ursprungsportionen des M. auricularis posterior gebildet wird. Die Ausdehnung des menschlichen Platysma bis zu derjenigen Stelle der Nackenmittellinie, an welcher der selbständige Transversus nuchae sich sonst vorfindet, sah ich beim 11,8 cm langen Embryo; die verschiedenartigsten Fortsetzungen des Transversus nuchae in laterale Muskel- oder Sehnenbündel sind bekannt geworden, so dass kein Zweifel an der Identität des menschlichen Transversus nuchae und des in Frage kommenden Muskelstückes des Gorilla mit einem Platysmatheile bestehen kann (vgl. Gesichtsmuskeln d. Primaten). Wenn wir nun auch aussagen müssen, dass die beim Menschen gefundenen Thatsachen am besten mit den beim Gorilla auftretenden sich verknüpfen lassen, so darf man derartige Dinge doch nicht schlechtweg zu Gunsten einer näheren Verwandtschaftlichkeit zwischen Gorilla und Menschen heranziehen, da ja bei anderen Exemplaren von Orang und Schimpanse ähnliche

Platysmareste am Nacken sich vielleicht werden auffinden lassen, was wir als möglich immerhin zugestehen müssen.

1) Musculus auriculo-occipitalis (Fig. 1). In dem primitiven Verhalten entsteht der Muskel in verschiedener Ausdehnung vom Nackenbande und hinauf bis zur Protuberantia occipitalis externa. Er kann dabei die Nackenportion des Platysma überlagern oder aber von Theilen derselben überlagert sein, was erst nach der Aufhebung der genetischen Einheitlichkeit Beider sich ausbildete. Derartige Zustände sind zum Beispiel bei Chiromys und bei Hapale verwirklicht (vgl. die citirten Aufsätze). Der vom Ligam. nuchae aufwärts verlaufende Musc. auriculo-occipitalis gewinnt bei den Primaten an der oberen Nackenlinie des Occipitale in sehr verschiedener Weise Anheftungspunkte. Dadurch wird der Muskel oft in eine Nacken- und in eine Occipitalportion zerlegt. Beide können natürlich hier und da ihre Zusammengehörigkeit sich bewahren. Die untere, am Nacken befindliche Portion verliert durch die Ausdehnung zwischen zwei festen Punkten, dem Ligam. nuchae und der Linea nuchae sup., an Bedeutung und verfällt in der Regel der Rückbildung. An ihre Stelle kann ein Fascienblatt, der Rest bindegewebiger Bestandtheile des Muskels, treten. Die obere Portion besteht bei allen Primaten weiter, anfänglich als Musculus auriculo-occipitalis, bei höheren Formen oft nur als Musculus occipitalis. Seine vornehmlichste Ursprungsfläche befindet sich an der oberen Nackenlinie. Ist irgend wo nur ein M. occipitalis vorhanden, so schließen wir auf die Reduktion der einst zur Ohrmuschel gelangten Bündel. Berücksichtigen wir diese hier nur kurz vorgeführten Verhältnisse, so lassen sich die beim Gorilla gefundenen Thatsachen ohne Weiteres verstehen und in die Reihe der bei anderen Formen auftretenden leicht einfügen.

Es besteht beim Gorilla eine vom Hauptmuskel abgesprengte Nackenportion des Auriculo-occipitalis. Sie besteht als eine zarte Muskelplatte, deren Bündel von der Linea nuchae superior aus schräg nach unten und medianwärts zum Ligamentum nuchae sich erstrecken (Fig. 1). Die Platte füllt den Raum zwischen der Nackenlinie und dem Nackenbande aus; sie wird lateral durch ein kräftiger entfaltetes Bündel von etwa 3 mm Breite begrenzt. Dasselbe ist dicht unter der Linea nuchae superior an der Fascie befestigt; sein oberes Ende befindet sich ungefähr in der Mitte zwischen Ohrmuschel und Protub. occip. externa. Die medianwärts sich anfügenden Muskelbündel sind äußerst zart; ihr Verlauf wird

gegen die Medianlinie zu steiler. Alle Bündel der Nackenplatte liegen in der direkten Fortsetzung der Schädelportion des Auriculo-occipitalis, und die medialen heften sich gerade an der Stelle der Nackenlinie fest, an welcher die emporsteigenden entspringen. Die kräftigen, lateralen Bündel der Nackenplatte liegen nicht in der Verlängerung der lateralen Bündel der Schädelportion. Das weist darauf hin, dass laterale Theile der ersteren zu Grunde gingen. Rudimente derselben sind noch in Sehnenfasern erhalten, welche sich unmittelbar an die Muskelelemente anlehnen und fast bis in die Verlängerungslinie der lateralen Bündel der Schädelportion sich verfolgen lassen. Die unteren und medialen Abschnitte der Nackenplatte sind vom Transversus nuchae, von dem medialen Reste des Platysma, überlagert. Diese Thatsache ist in dem oben erwähnten Sinne zu deuten. Alle geschilderten Verhältnisse sind aus der Fig. 1 zu erkennen.

Reste einer Nackenportion des Auriculo-occipitalis fand ich auch beim Schimpanse und Orang. Beim Ersteren waltet in so fern das primitivste Verhalten unter den drei Anthropoiden ob, als der Auriculo-occipitalis laterale Bündel direkt aus der Nackenregion bezieht, welche noch ohne jegliche Anheftung am Occipitale auf den Schädel sich begeben. Medial sind die nuchalen Muskelbündel zu Grunde gegangen (vgl. die Gesichtsmuskeln der Primaten, pag. 42, Fig. 34). Vom Auriculo-occipitalis des Orang ist eine mediale Nackenportion abgespalten, welche aber mit dem Hauptmuskel noch durch eine auf dem Occipitale verschiebbare Sehne vereinigt blieb (cf. Op. cit. pag. 43, Fig. 24). Der Thatbestand beim Gorilla erweist sich als ein weiteres Entwicklungsstadium; denn bei diesem Thiere sind die Sehne zwischen der Nacken- und der Schädelportion des Muskels, mithin auch die beiden letzteren selbst, der Linea nuchae superior innigst angeheftet. Beim Menschen sind Nackenbündel bisher nicht bekannt geworden (Op. cit. pag. 45). In wie weit Theile der Nackenfascien auf das einstmalige Vorhandensein muskulöser Abschnitte des Auriculo-occipitalis gedeutet werden können, vermag ich nicht zu entscheiden.

Die Schädelportion des Auriculo-occipitalis (Fig. 1) entsteht beim Gorilla an dem derben Perioste der Linea nuchae superior. Sie ist medial und lateral scharf berandet; die medialen Randbündel sind von der Mittellinie etwa 1,5 cm, die lateralen von der Ohrmuschel etwa 2,4 cm entfernt. Der Haupttheil der Bündel verläuft über die Occipitalregion, und zwar um so steiler, je weiter

sie medial sich befinden. Diese occipitalen Bündel sind am oberen Ende scharf begrenzt. Die medialen endigen in der Höhe der Sutura parieto-occipitalis, die lateralen in einer von jener Suturstelle gerade nach außen gehenden Linie. Alle occipitalen Bündel lagern sich so unmittelbar der beweglichen, bindegewebigen festen subcutanen Kopffascie auf, dass letztere einem irgend wo ausgeübten Zuge der Muskelbündel folgt. Die betreffende Fascie lässt nirgends in sie eingelagerte Sehnenfasern erkennen, verdient auch desshalb den Namen »Galea aponeurotica« nicht. Sie ist medial auf dem Schädeldache weniger verschiebbar als lateral, sie heftet sich aufwärts an dem hinteren und oberen Rande des Musculus auricularis superior fest, zu welchem sie sich in ganz ähnlicher Weise wie zum Auriculo-occipitalis verhält. Die Fascie erhält erst beim Menschen aponeurotische Bestandtheile, indem sehnig umgewandelte Theile von in sie übergehenden Muskeln, namentlich vom M. occipitalis, sich unmittelbar in sie fortsetzen. Es wird also die Fascie nicht aponeurotisch, sondern Theile der Muskeln.

Die lateralen oder vorderen Randbündel der Schädelportion des Muskels verlaufen horizontal und gerade nach außen. Sie befestigen sich mittels sehr zarter Sehnenfasern an der medialen Fläche der Concha gerade über der Insertion des M. auricularis posterior; sie bilden die Ohrportion des Auriculo-occipitalis, welche mit der Occipitalportion ein Continuum darstellt.

Eine Ohrportion ist auch noch beim Schimpanse und Orang nachweisbar (Op. cit. pag. 42 und 43; Fig. 34 und 24); beim Menschen tritt dieselbe embryonal, wie es scheint, stets auf; bei Neugeborenen ist sie häufig erkennbar, wird hier aber auch nicht selten vermisst, was für den Erwachsenen als Regel gelten dürfte. Dies schließt die Thatsache natürlich nicht aus, dass der Muskel des Erwachsenen den primitiven Charakter als Auriculo-occipitalis auch manchmal zu bewahren vermag. Dem normalen Verhalten gemäß ist er indessen nur ein Musc. occipitalis. Als ein solcher setzt er die Rückbildung lateraler Theile voraus, welche bei gewissen niederen Formen (Cynocephalus, Hylobates) ebenfalls ausgeschaltet sein konnten. Nach dem Ursprunge des betreffenden Muskels vom Occipitale schließt sich Gorilla eng an den Menschen an; unter den Anthropoiden zeigen in diesem Punkte Schimpanse und Gorilla die größte Übereinstimmung, da bei dem Ersteren die ganze occipitale Portion des Auriculo-occipitalis vom Skelete und nur die auriculare noch von der Nackenfascie entsteht. Orang nimmt im Ursprunge

des Muskels durch den vermittels einer Sehne hergestellten Zusammenhang der Schädel- und der Nackenportion unter den menschenähnlichen Affen die tiefste Stelle ein.

2) Musculus auricularis posterior. Die Geschichte dieses Muskels, so weit sie sich in der Reihe der Primaten abspielte, ist in der mehrfach erwähnten Abhandlung dargestellt worden. Um den Befund beim Gorilla beurtheilen zu können, sei Folgendes rekapitulirt. Der Muskel stellte nach seinem Differentwerden eine tiefe Schicht der Muskelplatte hinter dem Ohre dar; er entstand nahe der Mittellinie vom Occipitale. Langgestreckt verlief er Anfangs über die ganze Linea nuchae superior bis zur medialen Fläche der Ohrmuschel, um späterhin durch Festheftungen medialer Theile am Occipitale mehr und mehr um letztere verkürzt zu werden. Der Muskelursprung verlagerte sich allmählich an der Linea nuchae sup. lateralwärts. Dies vollzog sich unter gleichzeitiger Umänderung des Auriculo-occipitalis. Hat Letzterer die Anheftung am Occipitale gewonnen, so kann der Auricularis posterior in unmittelbarem Anschlusse an die lateralen Bündel jenes entspringen und sekundär mit jenem wiederum ein Continuum bilden. So fanden wir es z. B. beim Ateles und häufig beim Menschen.

Der Auricularis posterior des Gorilla nimmt einen transversalen Verlauf (Fig. 1); seine oberen Bündel lehnen sich den unteren des Auriculo-occipitalis eng an, sind aber dennoch von diesen an allen Stellen gut abzugrenzen. Der Muskel ist unten scharf berandet. Er entsteht an der Linea nuchae superior lateral vom Aur.-occipit. Einige Bündel entspringen mittels zarter Sehnenfasern noch unter dem letzteren; sie reichen etwas weiter nach hinten als die Ursprungsbündel vom Skelete. In ihnen erblicke ich Spuren einer früher weiter medianwärts gehenden Ausdehnung. Die oberen Bündel sind im Ursprunge noch eine kleine Strecke weit von den lateralen des Auriculo-occipitalis bedeckt. Dadurch ist die sekundäre Aneinanderlagerung Beider keine streng durchgeführte, und die primitive Schichtenbildung ist noch nicht völlig verschwunden. Der Muskel ist etwa 0,3 cm breit und geht, kräftig entwickelt, zum Mitteltheile der hinteren Fläche der Concha. Er wirkte als Rückzieher der Ohrmuschel. — Beim Schimpanse war der Auricularis posterior in auffallenderer Weise vom Auriculo-occipitalis bedeckt und bildet in so fern eine Vorstufe für das Verhalten des Gorilla, welches mit dem beim Menschen gefundenen die größte Übereinstimmung aufweist. Orang entfernt sich vom Schimpanse und Gorilla und auch vom Menschen

in so fern, als bei ihm ein Auricularis posterior mit Sicherheit nicht hat nachgewiesen werden können (vgl. Op. cit. pag. 43 und Fig. 24).

3) Der Musc. auriculae proprius posterior des Gorilla bedeckt in zarter Lage die mediale Fläche der Concha; seine Bündel liegen in der Fortsetzung derjenigen des Vorigen. Sie ziehen in einer Lage bis zum Sulcus anthelicis, über welchen nur noch von einander getrennte Bündel gelangen. Eine Zerspaltung in einen Musculus transversus und einen M. obliquus ist nicht vorhanden. Gorilla und Schimpanse zeigen auch in Bezug auf den Auricularis proprius posterior unter den Anthropoiden die größte Übereinstimmung. Schimpanse vertritt vielleicht auch hier eine primitivere Stufe als Gorilla, in so fern bei ihm der Muskel noch ganz einheitlich ist und als solcher auch den Sulcus anthelicis überbrückt (Op. cit. Fig. 34). Die Zerklüftung des menschlichen Muskels in eine Pars obliqua und eine P. transversa bedeutet eine Rückbildung von intermediären Elementen. Es wird der Muskel des Menschen zuweilen auch einheitlich wie beim Schimpanse vorgefunden. Beim Orang wird der Muskel vermisst.

Die Ausbreitung des Platysma im Antlitze des Gorilla geschieht kontinuirlich. Dennoch wollen wir bei der Beschreibung zwei Abschnitte unterscheiden, da diese zu Bemerkungen Veranlassung geben werden. Sie befinden sich unter und über dem Mundwinkel und stellen eine Unterlippen- und eine Oberlippenwangenportion vor (vgl. Fig. 1, 3 und 5). Die Unterlippenportion steht auch zum Kinne in Beziehung. Ihre Elemente steigen über den medialen Theil des Unterkieferrandes empor; sie gruppiren sich oberhalb des Kieferrandes zu einer oberflächlichen und zu einer tiefen Lage. Die Bündel der ersteren verlaufen ohne Unterbrechung vom Halse über den Kiefer bis zur Insertion an der Lippe; sie lagern sich auf das innigste den Bündeln der tieferen Lage auf. Diese unterlagen am Kieferrande einer Kontinuitätstrennung. Auf diese Weise entstand in der Tiefe eine selbständigere Hals- und Unterlippenportion des Platysma. Die tiefen, zum Kieferrande gehenden Halsbündel sind nur schwach entwickelt, indessen die am Kieferrande entstehenden Unterlippenbündel eine um sehr viel mächtigere Schicht bilden, was auf eine Zunahme der Muskelfasern nach stattgefundener Anheftung des Platysma am Kieferrande hinweist. Die derben Elemente der tiefen Unterlippenportion entstehen vorzüglich an drei Stellen des Kieferrandes (Fig. 5). Die mediale Ursprungsstelle ist von der Mittellinie nur 0,3 cm, die laterale hingegen 2,2 cm

entfernt, die größere dritte befindet sich zwischen den beiden ersteren. Die oberflächlichen und tiefen Muskellagen nehmen, wie sie ja auch sonst zusammengehören, eine gemeinsame Insertion an den Haarbälgen und an der mit der Haut engstens verbundenen oberflächlichen, sehr zarten Fascie (Fig. 1). Selbst bei der sorgfältigsten Entfernung der Haut werden die inserirenden Muskelbündel zerstört, so dass es sich um wirkliche Hautinsertionen handelt. Das Insertionsfeld ist durch die Lippenspalte und durch eine Linie ziemlich scharf begrenzt, welche 4 mm unterhalb des Mundwinkels beginnt und in leichter abwärts gehender Neigung medianwärts verläuft. 2,2 cm lateral vom Mundwinkel ist diese untere Insertionslinie etwa 1 cm, in der Medianlinie ca. 1,5 cm von der Lippenspalte entfernt. Das ganze Insertionsfeld jederseits entspricht demnach ungefähr einem rechtwinkeligen Dreiecke, dessen Katheten durch die Lippenspalte und durch eine Strecke der Medianlinie dargestellt werden; in ihm liegen auch die Insertionen für Bündel des Orbicularis oris.

Die Wirkung der beschriebenen Gesichtsabschnitte des Platysma konnte nur auf die der Lippenspalte nahe liegende Unterlippenhaut erfolgen. Die Wirkung der Unterlippentheile des Platysma gewinnt durch die oberflächlichen, vom Halse kommenden Bündel an Extensität, durch die am Kieferrande entstehenden tiefen Faserlagen an Intensität. Letztere Lagen dürfen eine gewisse Selbständigkeit beanspruchen, in so fern sie einen eigenen Ursprung vom Skelete sich erwarben, in so fern sie ferner durch eine auffällige Zunahme ihres Volumen vor den tiefen Halsfasern sich hervorthun. Aus diesen Gründen dürfen denn auch diese Gesichtstheile des Platysma den Namen eines Musculus quadratus sive depressor labii inferioris tragen. Es wird durch das Einlenken oberflächlicher Platysmabündel in ihn die ursprüngliche Einheitlichkeit mit diesen, welche ja bei den Halbaffen und unter den Primaten bei Hapale, Cebus apella und Ateles paniscus in schönster Weise verwirklicht ist (Op. cit. pag. 29), auch beim Gorilla noch bekundet. In der Ausbildung des Quadratus labii inferioris stimmen die Anthropoiden im Wesentlichen unter einander überein und schließen sich dem Menschen an.

Ehlers beschreibt zwei, genetisch von einander ganz verschiedene Muskeln als Theile eines M. quadratus menti. Nur der eine derselben entspricht dem Quadratus labii inferioris. Derselbe liegt in der Fortsetzung des M. subcut. colli und entsteht medianwärts

vom Triangularis am unteren Rande des Unterkiefers. Als dreieckige Platte zieht er aufwärts gegen den mittleren Theil der Unterlippe, wo er über und zwischen den Fasern des Sphincter oris sich anheftet. Der äußere Theil der Lippe so wie der Mundwinkel werden von den Fasern nicht erreicht (O. c. pag. 25, Fig. 1).

Das Platysma war an der Unterlippe einstmals der oberflächliche Muskel. Bei den Primaten jedoch gelangt der Triangularis aus der Tiefe zur Oberfläche und bedeckt Theile des ersteren. Auch beim Gorilla ist das der Fall, und zwar in der auffallenden Form, dass der Triangularis mit dem Orbicularis seitlich vom Mundwinkel und unter diesem einheitlich über das Platysma sich lagern, um darauf wieder von einem nur 0,2 cm breiten Bündel des Platysma bedeckt zu sein. Dieses geht gerade unterhalb des Mundwinkels in die subcutane Fascie über. Abwärts von ihm spaltet sich der Triangularis in zwei Portionen. Die untere und laterale gelangt direkt zur Oberfläche, während die obere und mediale, bevor sie oberflächlich wird, noch von einem 0,4 cm breiten Platysmabündel überbrückt ist. Letzteres schließt sich seinen Nachbartheilen in der Insertion an. Diese Verhältnisse giebt die Fig. 1 wieder. Durch Umänderungen am Triangularis-Orbicularis und auch durch direkte eigene Betheiligung sind beim Gorilla Platysmabündel in die Tiefe gerückt: erstens die genannten, vom Triangularis bedeckten Strecken, zweitens breite Muskellagen, welche, auf der Fig. 3 sichtbar, zwischen die tieferen Schichten des Orbicularis oris sich einsenken. Es handelt sich um drei von einander getrennte Muskelbündel; ein 1,1 cm breites verliert sich in der Nähe des Mundwinkels an der Ober- und Unterlippe; 0,3 cm weiter medianwärts steigt ein 0,2 cm breites tiefes Bündel, und 0,2 cm von diesem entfernt ein 0,25 cm breites Bündel empor, um zwischen dem bucco-labialen Muskel zu inseriren. Das letztere ist auf der Fig. 3 so dargestellt, dass das zur Oberfläche gelangende Platysmablatt unweit des unteren Randes des Orbicularis oris durchschnitten ist.

Während der Triangularis der Primaten in der Regel schon lateral vom Mundwinkel aus der Tiefe dringt und dann über das Platysma der Unterlippe gleichmäßig verläuft, so machen davon nur Gorilla und Schimpanse eine Ausnahme. Ist das Verhalten Beider auch nicht ein ganz übereinkommendes, so stimmen sie doch darin zusammen, dass der Triangularis auch an der Unterlippe noch vom Platysma streckenweise bedeckt blieb, dass das Platysma nicht ganz seine oberflächliche Lagerung einbüßte.

Die tiefen Insertionen des Platysma finde ich erst bei den höheren Primaten ausgebildet; sie sind mit einer Funktionssteigerung verknüpft. Durch dieselben vermag der Muskel auf die ganze Unterlippenmasse zu wirken, während er bei den Prosimiern und bei niederen Primaten nur die Hauttheile herabzuziehen vermag. Die Ausbildung der tiefen Platysmainsertionen kann durch Lageveränderungen von Nachbartheilen allein (Orbicularis oris) nicht zu Stande gekommen sein, die betreffenden Insertionen müssen vielmehr selbständig sich entwickelt haben. Diese Entwicklung geschieht innerhalb der Primatenreihe und fällt mit der Ausbildung des Triangularis zusammen. Durch den Besitz der tiefen Insertionen des Platysma zwischen Theilen des Orbicularis oris zeichnen sich alle Anthropoide aus; sie reihen sich darin dem Menschen an. Beim Schimpanse und Orang ist die nahe dem Mundwinkel inserirte tiefe Portion mächtig entwickelt, bei Ersterem schließt sich an sie eine tiefe Insertionsportion des M. zygomaticus an (Op. cit. Fig. 31). Rex wies neuerdings auch an Schnitten nach, dass der zur Unterlippe ziehende Orbicularisabschnitt des Schimpanse von Cutis- und Schleimhautbündeln des Platysma begrenzt sei (O. c. pag. 279). Außerdem beschreibt Rex an gleicher Stelle Bündel des Quadratus labii inferioris, welche in rechtem Winkel sich ablösen, den Orbicularis durchsetzen und unter pinselförmiger Ausstrahlung zur Schleimhaut sich begeben. Über die Bedeutung dieser Bündel und deren Beziehung zum M. rectus labii wird weiter hinten gehandelt werden.

Die medialen Platysmaschichten, welche oberhalb des Unterkieferrandes sich in die Tiefe begeben und bei den meisten Affen durch Anheftung neben die Ursprungsflächen des Musculus mentalis als die Stammbündel dieses Gliedes der Gesichtsmuskulatur sich ausweisen, sind bei dem Gorilla gänzlich zu Grunde gegangen. Der Mentalis ist auf diese Weise hier zu einem der selbständigsten Gesichtsmuskel geworden, und nur vergeblich mag man an dem Gorilla nach seiner Herkunft forschen. Von den tiefen »Platysma-Mentalisbündeln« scheint mir dennoch eines in seiner Aberration erhalten zu sein; auf der Fig. 5 ist es dargestellt. Es ist nur 1 mm breit, verläuft medial von dem Kieferursprunge des Quadratus labii inferioris schräg auf- und medianwärts und endigt zwischen den Bündeln des M. mentalis, etwa 1 cm entfernt von der Umschlagsstelle der Lippenschleimhaut auf den Kiefer.

Mit der Rückbildung der Platysma-Mentalisbündel steht eine hochgradige Ausbildung des separirten Mentalis beim Gorilla im

engsten Konnexe. Dieses Thier stellt sich durch Beides um ein Bedeutendes höher als die übrigen Anthropoiden und besitzt Eigenschaften, welche wir beim Menschen antreffen. (Über den Mentalis weiter unten.)

Die Oberlippen-Wangenportion des Platysma trägt beim Gorilla den Charakter der höheren Primaten. Der Mundwinkel bildete einst die Grenze zwischen Platysma und Zygomaticus (Auriculolabialis superior); er war als die naturgemäße Grenze der von oben und von unten auf ihn einwirkenden Portionen des ursprünglich einheitlich zu denkenden Platysma-Zygomaticus anzusehen. Alle Bündel des Platysma, welche bei den Primaten zur Oberlippe und zur Wange gelangen, haben sich später erst ausgebildet; sie sind sekundärer Natur. Oberlippenbündel des Platysma treten spurenweise bei niedrig stehenden Affen auf (Cebus vgl. Op. cit. Fig. 9); eine größere Mächtigkeit erhalten sie indessen erst zuweilen beim Menschen. Die in der Regio parotideo-masseterica und auf der Wange ausstrahlenden Platysmatheile sind andeutungsweise bereits bei Platyrrhinen (Ateles: Op. cit. Fig. 3) vorhanden, gewinnen aber an Bedeutung erst bei den Anthropoiden. Schimpanse (l. c. Fig. 28) besitzt eine kleine Portion zur Regio parot.; Orang zeichnet sich durch die Ausdehnung des Platysma bis vor die Ohrmuschel, bis über den Jochbogen empor und nach vorn über die Wange aus (O. c. Fig. 24). Orang ist der einzige Repräsentant der Primaten, welcher durch jene Zustände dem Menschen nahe kommt. Gorilla stellt sich zwischen Schimpanse und Orang und steht dabei eher dem letzteren als dem Schimpanse näher. Auf der Fig. 1 findet sich folgendes Verhalten dargestellt:

Die gegen den Mundwinkel ziehenden Platysmabündel senken sich am lateralen Triangularisrande unter diesen Muskel und unter die Lagen des Orbicularis oris = Caninus ein. Im Anschlusse nach oben folgt ein ca. 1 mm breites Bündel, welches erst nach einem kurzen, oberflächlichen Verlaufe (1,5 mm) sich zwischen die Triangularisbündel in die Tiefe begiebt. Hier ist also der Triangularis eine kleine Strecke weit noch in seiner ursprünglichen tiefen Lagerung gemeinsam mit dem Orbicularis oris anzutreffen. Die Endigung dieses Bündels geschieht zwischen den Lagen des M. caninus. Weiter aufwärts folgt ein 4 mm breites Platysmabündel, welches dicht oberhalb des Kieferwinkels in das Gesicht und hier in leichtem welligen Verlaufe über Masseter und Wange bis zum Triangularis gelangt. Über diesen Muskel hinfort zieht das Bündel zur Oberlippe:

es befestigt sich etwa über dem Mundwinkel an der subcutanen Fascie, zu welcher weiter vorn auch der Zygomaticus hingeht. Diese Fascie ist derb, selbständig in so fern, als sie nach der Entfernung der Haut ohne Verletzung darstellbar wird. Es handelt sich hier also nicht um Hautinsertionen, wie an der Unterlippe. In die Fascie senken sich die Haarfollikel ein.

An die Oberlippentheile des Platysma schließen sich aufwärts zarte, nicht mehr dicht an einander geschlossene Bündel an. Dieselben entstehen etwa auf dem Sterno-cleido-mastoideus, liegen 1 cm von der Ohrmuschel entfernt und verlaufen schräg vor- und aufwärts, unten bis zur Wange, oben bis zum vorderen Rande des Masseter. Die obersten, sehr zarten Muskelfasern sind fast senkrecht zum lateralen Rande des Zygomaticus gestellt und reichen bis auf 0,5—1 cm zum Jochbogen empor.

Chudzinski's Schilderungen von der Ausdehnung des Platysma in die Gesichtsgegend sind beachtenswerth: Der obere Rand des Muskels reicht bis an den unteren Rand des Jochbogens: die Fasern sollen vorn den M. zygomaticus und sogar die untere Partie des Orbicularis oculi bedecken, um wahrscheinlich zur Haut auf dem äußeren und unteren Winkel der Orbita zu gelangen! Derartige Zustände sind selbst beim Menschen selten.

Der direkte, primitive, bei den Prosimiern und auch bei Primaten noch anzutreffende Zusammenhang des Platysma mit dem Zygomaticus ist beim Gorilla gänzlich verloren gegangen. Derselbe bestand beim Schimpanse sehr deutlich in oberflächlichen und tiefen Lagen (vgl. Op. cit. Fig. 28, 29, 31); beim Orang war er noch in tiefen Platysma-Zygomaticusbündeln angedeutet. Gorilla hat sich in diesem Punkte um eine bedeutende Strecke weiter vom primitiven Verhalten entfernt als Schimpanse, aber weniger weit als Orang. Der Zusammenhang beider Muskeln beim Gorilla erhielt sich auf indirekte Weise. Es ist nämlich zwischen den Rändern der Muskeln eine derbe Membran ausgespannt, in welche jene wie eingelassen sind. Die Membran (Fascie) zieht vorwärts gegen den Mundwinkel; sie bedeckt den in die Tiefe gerückten und von ihr dadurch losgelösten Ursprungstheil des Zygomaticus, um sich aufwärts zur Schläfe zu begeben, wo sie wieder den lateralen Rändern der um die Lidspalte angeordneten Muskeln angefügt ist.

Über die Bedeutung der betreffenden derben Bindegewebsmembran, welche genau berücksichtigt ward, kann kein Zweifel herrschen. Sie entstand mit der Trennung des Zygomaticus vom

Platysma. Ihre straffe Beschaffenheit beim Gorilla begünstigte die Darstellung. Auf die Beschaffenheit bei anderen Formen sollte geachtet werden. Da kein Grund zur Annahme vorliegt, dass die Fascie aus muskulösen Elementen oder auf Grund zu Grunde gegangener Muskelfasern entstanden sei, wenn schon sie an der von Muskelfasern einst eingenommenen Stelle sich befindet, sondern nur mit der Spaltung eines Muskels in zwei Theile ins Leben trat, so unterscheidet sich dieselbe, wie ich glaube, nicht unwesentlich von den aus Muskelelementen wirklich hervorgegangenen oder an Stelle von rückgebildeten Muskelfasern getretenen Fascien, zu denen wir unter Anderen die Fascia parotideo-masseterica zählen müssen. Das Gemeinsame für diese verschieden entstandenen Fascien besteht immerhin in der engen genetischen Beziehung zur Muskulatur. Unterschiede sind nicht selten in der Struktur dieser Fascien ausgesprochen. Wenn Fascien nur aus einer Verdichtung einer Bindegewebslage hervorgingen, Muskellagen vereinigen oder Muskeln irgendwo zur Anheftung dienen, so sind dieselben oft aus ganz ungeordneten, nach allen Richtungen sich durchkreuzenden Bindegewebsbündeln zusammengesetzt. Sind die Fascien hingegen an Stelle von rück- oder umgebildeten Muskelfasern getreten, so gewahrt man, dass von den Endtheilen des restirenden Muskels aus mehr oder weniger parallel verlaufende Bindegewebszüge, Sehnenbündel, in die Fascie hineingelangen und letztere aponeurotisch gestalten helfen. Die Sehnenfasern können in sehr verschiedener Weise erkennbar bleiben. Es stellt sich in diesem Falle die Fascie als Endsehne des Muskels dar, während die erstere Art von Fascien als Bindegewebsmembran selbständiger entstand, wenn schon die Muskulatur indirekt für die Entstehung günstig sich erweisen mochte. Beide Arten von Fascien können sich vereinigen und eine Fascie darstellen, an welcher dann zwei Abschnitte unterschieden werden können. Ein sehr instruktives Beispiel für diese Kombination findet sich in der Galea aponeurotica des Menschen. Der mittlere Abschnitt derselben, hauptsächlich in der Scheitelgegend gelagert, entspricht der bei allen Primaten vorhandenen Fascia subcutanea, welche mit der Haut innig vereinigt und mit ihr auf dem Schädeldache beweglich ist. An dem vorderen Abschnitte treten in der »Galea aponeurotica« Sehnenfasern auf, die an die Muskelelemente des Frontalis anschließen. In der Occipitalregion besitzt ein großer, über dem Musculus occipitalis befindlicher Abschnitt der Galea einen rein sehnigen Charakter; er besteht aus der Endsehne jenes Muskels. Diese ist mit dem rein binde-

gewebigen Scheiteltheile der Galea eng vereinigt. Derartige Endsehnen des Frontalis und Occipitalis sind bei anderen Primaten noch nicht vorhanden, und die Galea stellt nur die Bindegewebsmembran des Schädeldaches vor, welcher der Frontalis und Occipitalis sich auflagern. Beim Menschen sind Theile jener Muskeln in Sehnen umgewandelt: sie sind rückgebildet, was mit der mächtigen Ausbildung der Schädelkapsel zusammenhängen mag. Auf die genetische Ungleichwerthigkeit der als »Fascien« zu bezeichnenden Gebilde hinzuweisen, wird nothwendig, um einer gewissen schematischen Auffassung von deren Entstehung vorzubeugen.

Der Musculus mentalis des Gorilla hat nach völliger Lostrennung vom Platysma kräftig sich entfaltet. Seine Ursprungsportion wird von den Unterlippenfasern des Platysma bedeckt; seine Insertion findet sich in der Kinngegend und über derselben (vgl. Fig. 1 und 5), und zwar an derjenigen medianen Hautstrecke, welche vom Platysma nicht eingenommen ist. Zu ihr gelangen die Mentalisfasern aus der Tiefe zur Oberfläche. Am Kinne durchflechten sich auch Bündel des Mentalis und des Platysma. Der Ursprung des Mentalis findet sich nahe der Schleimhaut am Jugum alveolare des äußeren und am lateralen Theile des Jug. alveol. des medialen Schneidezahnes des Unterkiefers. Die Ausdehnung des Ursprunges beträgt hier 1 cm (Fig. 5). Abwärts und einige Millimeter entfernt von der Schleimhaut entspringen zwei Faserbündel medial vom mächtigen Jug. alveolare des Eckzahnes; sie werden zum Theil von der anderen bedeckt (Fig. 5). In ihnen finden sich von der Schleimhaut-Umschlagsstelle sekundär abwärts gerückte Ursprungsportionen, wie ich sie nur noch beim Menschen vorfand. — Der mächtige Mentalis ist in drei Schichten gesondert. Diese gehen alle zur Kinnhaut, wo sie ein ovales Insertionsfeld einnehmen, dessen Längsachse senkrecht gestellt ist und vom Kinnhöcker bis zum Rande des Buccinator 1,9 cm, während die Querachse von der Medianlinie nach außen 1 cm beträgt. In der Mittellinie erfolgt ein lebhafter Austausch der Bündel beider Muskeln. Die oberflächlichste Schicht entsteht in einer Ausdehnung von 0,8 cm am Jug. alveol. des lateralen Schneidezahnes nahe der Schleimhaut. Laterale Bündel gehen ziemlich steil abwärts und endigen nach einem 0,5 cm langen Verlaufe in der Hautfascie. Mediale Bündel sind sehr kräftig, verlaufen horizontal bis zur Medianlinie hin und liegen in sekundärem Anschlusse an den Musc. buccinatorius. Eine tiefere Schicht ist in mehrere Bündel aufgelöst: ein laterales verläuft über ein tiefes

Platysmabündel. Ein mächtiges mediales Fascikel entspringt nahe der Schleimhaut, ein laterales von letzterer entfernt; beide hängen zusammen und nehmen eine Ursprungsfläche von 0,4 cm ein. Die Fasern dieser mittleren Schicht endigen entfernt von der Mittellinie. Die tiefste Schicht entsteht einheitlich an einer schrägen, 1,5 cm langen Linie, welche medial nahe der Schleimhaut beginnt, lateral 0,3 cm abwärts von dieser sich befindet. Die Fasern verlaufen denjenigen der mittleren Schicht parallel: die oberen schließen sich den horizontalen Bündeln der oberflächlichen Lage an. Die Endigung liegt an der Mittellinie und nach stattgefundener Kreuzung auf der entgegengesetzten Körperseite.

Auf die Sonderung des Mentalis in mehrere Lagen ist in so fern Gewicht zu legen, als durch sie eine höhere Differenzirung ausgesprochen ist, welche in gleichem Maße bei anderen Primaten, mit Ausnahme des Menschen, nicht anzutreffen war. Sie hängt vielleicht mit der Thatsache zusammen, dass der Mentalis beim Gorilla den Zusammenhang mit dem Platysma aufgegeben und sich mit seinen Ursprungsfasern von der Schleimhaut aus auch abwärts auf die Außenfläche des Unterkiefers ausgedehnt hat; denn das sind Merkmale einer höheren Entwicklungsstufe des Muskels.

Ehlers fand den M. mentalis des Gorilla aus zwei gesonderten Portionen zusammengesetzt, welche unterhalb des Alveolarrandes vom Mittelstücke des Unterkiefers entstanden. Die eine Portion verlief gerade abwärts und endigte in der Haut über der Mitte des unteren Unterkieferrandes, unmittelbar neben dem der Gegenseite; die andere Portion inserirte gleichfalls in der Haut über dem Kieferrande, doch etwas lateral von der ersteren. Zwischen beiden Insertionen blieb ein muskelfreier Raum übrig (O. c. pag. 26, 27).

Durch Abspaltung von dem Mundwinkelabschnitte des Platysma, welcher bei den Prosimiern als Auriculo-labialis inferior bis zur Ohrmuschel sich erstreckte, erhielten die auf dem Tragus und Antitragus befindlichen Muskeln bei den Primaten ihre Selbständigkeit. Aus dem ursprünglich einheitlichen Musculus trago-antitragicus gingen hervor der M. tragicus und der M. antitragicus, welche ihren genetischen Zusammenhang zuweilen auch bei Primaten bewahrten. Während dieselben beim Menschen sich erhielten, bildeten sie sich bei den Anthropoiden bis auf winzige, nur noch durch das Mikroskop beim Schimpanse nachweisbare Reste zurück. Beim Gorilla

vermisste ich jegliche Spuren jener Muskeln, an deren einstmaligem Vorhandensein aber nicht gezweifelt werden kann.

Schwalbe (O. c. pag. 421) vertritt die Ansicht, dass der Musculus antitragicus ein Theil der Transversusgruppe sei. Gestützt ist die Ansicht auf das Verhalten der Innervation: der Ram. temporalis versorge die Mm. helicis major et minor und den M. tragicus, während der R. auricularis posterior die Mm. transversus et obliquus und den M. antitragicus mit Nerven versehe. Ich kann der Ansicht von Schwalbe nicht zustimmen, da erstens die Anlagerung des Nerv. antitragicus an den R. auricular. posterior auf die Lostrennung des M. antitr. vom M. tragicus und auf dessen Verlagerung nach hinten zurückgeführt werden kann; da zweitens der Muse. tragicus und der M. antitragicus bei Prosimiern und bei einigen Primaten noch einheitlich sich erweisen: da drittens der Transversus auricularis nirgends mit dem Antitragicus im Zusammenhange gefunden wird.

Wir hätten zunächst das Verhalten derjenigen Muskeln des Gorilla zu schildern, welche aus der oberhalb der Lippenspalte bei Prosimiern und niederen Primaten ursprünglich zusammenhängend sich ausbreitenden und am Mundwinkel mit dem Platysma vereinigten Muskelplatte, aus dem M. subcutaneus faciei hervorgingen. Zu ihnen gehören

1) der Musculus depressor helicis (M. helicis maior et minor),
2) der Muse. zygomaticus,
3) die zwischen dem Zygomaticus und dem folgenden Muskel befindlichen Gebilde: der M. orbito-labialis und der M. orbito-malaris.
4) der Muse. orbicularis oculi,
5) Abkömmlinge des Orbicularis oculi.

Fernerhin rechnen wir zu diesen Gebilden noch die Abkömmlinge des früh selbständig gewordenen

6) Muse. orbito-auricularis (Muse. frontalis, Muse. auricularis anterior et superior) hinzu.

Der Zusammenhang der die aufgeführten Muskeln umfassenden Platte (M. subcutaneus faciei der Prosimier) mit dem Platysma ist bei den Primaten aufgegeben. Andeutungen desselben finden sich beim Gorilla in jener Fascie, welche die freien und benachbarten Ränder des Platysma und Zygomaticus verbindet und aufwärts zu den lateralen Randbündeln des Orbicularis oculi sich begiebt.

Der einheitliche M. subcutaneus faciei der Prosimier umfasst viele, theilweise ganz von einander abgesprengte Muskeln bei den Primaten. Ein Theil des Subcut. faciei besteht bei den letzteren als eine, sehr verschieden funktionirende Muskelbündel umschließenden Platte, welche auf dem Jugale in der Nähe der Orbitalregion und um die Lidspalte sich ausdehnt. Wir wollen diese Platte als Musc. zygomatico-orbitalis bezeichnen. Zu diesem gehören der M. zygomaticus, der M. orbito-labialis, der M. orbito-malaris und der Orbicularis oculi. Auch die Abkömmlinge des letzteren können mit einem gewissen Rechte hinzugezählt werden. Es muss als vollkommen unzulässig zurückgewiesen werden. Muskelbündel als Theile des Orbicularis oculi aufzufassen, welche keinen orbiculären Verlauf besitzen. Wenn Bündel niemals einen solchen Verlauf besaßen, so ist vollends kein Grund einzusehen, sie Orbicularistheile zu heißen. Wenn Bündel hingegen einen orbiculären Verlauf einmal inne hielten, jetzt aber nicht mehr besitzen, so haben dieselben mit der Vergänglichkeit ihres anatomischen Charakters auch den Anspruch verloren, Theile des Orbicularis zu sein; denn wir dürfen nicht vergessen, dass mit dem Namen »Orbicularis« nichts mehr ausgedrückt sein soll, als dass ein Muskel einen kreisförmigen Verlauf nimmt. Diese Gründe bewogen uns, der von Merkel neuerdings vorgeschlagenen Eintheilung des Orbicularis oculi in keiner Weise folgen zu können (Der Musculus superciliaris. Anatom. Anzeiger. Jahrgang II. Nr. 1). Der Orbicularis oculi ist nur ein Theil eines größeren Muskels und kann nicht gut gekennzeichnete andere Theile des letzteren in sich schließen.

Die vom Mundwinkel zur Helix auriculae ziehenden Muskelbündel stellten als Auriculo-labialis superior den Mutterboden für den Depressor helicis dar (vgl. die Gesichtsmuskeln der Prosimier). Derselbe erhält sich beim Menschen in zwei von einander getrennten Muskelchen, von welchen der eine als M. helicis minor dem aus der Concha aufsteigenden Schenkel der Leiste auflagert, ein anderer als M. helicis maior von der Spina helicis am vorderen Rande der Helix emporsteigt. Der M. helicis maior kann sekundäre Verbindungen mit dem Auricularis superior eingehen, welche aber auf keine genetische Beziehungen hindeuten. Der Auriculo-labialis superior erhielt sich nach seiner Anheftung am Jochbogen (Jugale) bei den Primaten als Musculus zygomaticus. An die Stelle der vom Ursprunge des letzteren bis zur Ohrmuschel sich ausdehnenden Portion

trat eine Fascie, welche mit der Fascia temporalis superficialis und mit der zwischen dem Zygomaticus und dem Platysma befindlichen zusammenhängt. Sie erlangt in dem Maße, als die Ursprungsportion des Zygomaticus in die Tiefe rückt, zu dieser eine oberflächliche Lage. Als umgewandelter Muskeltheil des Zygomaticus (Auriculolabialis superior) löst sich also stellenweise ihre genetische Gemeinsamkeit mit diesem. — An dem ursprünglich einheitlichen Musculus zygomatico-orbicularis treten bei den Primaten Trennungen auf. Ein Theil gewinnt als Musc. malaris, ein anderer als Zygomaticus minor an Bedeutung; diese bewahren zugleich die Rolle als Bindeglieder zwischen dem Zygomaticus maior und dem Orbicularis oculi, in so fern sie an der Oberlippe mit dem ersteren, nahe der Orbita mit dem letzteren oder aber auch mit beiden vereinigt bleiben.

Diese Thatsachen finden Anwendung in der Beurtheilung der Verhältnisse beim Gorilla.

1) Musculus depressor helicis (Musc. helicis maior et minor). (Fig. 1.) Unmittelbar vor der Ohrmuschel liegt ein schlankes Muskelbündelchen, welches vor der Spina helicis auf der dünnen Fascie des Auricularis anterior entsteht, dann leicht nach vorn gebogen über den Ohrtheil des letzteren Muskels fast senkrecht nach unten verläuft, um mit zarten vorderen Fasern im Bindegewebe vor dem Tragus, mit hinteren am Tragus selbst sich zu verlieren. Dieses Bündel stellt den scharfen vorderen Rand des einstmals weiter vor die Ohrmuschel ausgedehnten Depressor helicis vor. An dasselbe reiht sich nach hinten der eigentliche Überbleibsel des Depressor helicis als eine 0,5 cm breite Muskelplatte an. Sie vereinigt sich am Tragus mit dem vorderen Bündel, bleibt indessen gegen die Helix zu etwa 0,1 cm von demselben getrennt. Die Muskelplatte liegt der knorpeligen Ohrmuschel auf, oben der Helix, unten Theilen des Tragus. Sie ist in zwei fast gleich breite Lagen geschieden, welche an der Festheftungsstelle, an der Spina und der Außenfläche der Helix, noch zusammenhängen; nach unten trennen sie sich von einander. Die vordere begiebt sich zur vorderen und äußeren Fläche des Tragus; hier ist sie in zwei Schichten gesondert, von denen die tiefere weiter vorwärts zieht. Die hintere Muskellage folgt im Verlaufe eine Strecke weit dem vorderen Helixrande, um sich darauf zur oberen Kante des knorpeligen Gehörganges, etwa der Spitze des Tragus gegenüber, festzuheften. Sie ist hinten nicht scharf berandet; ihre Bündel werden rasch sehr zart und gehen unmerklich in eine etwa 0,1 cm breite bindegewebige Membran über, welcher sich wiederum eine Muskel-

platte anfügt. Diese besteht aus äußerst zarten Elementen und erstreckt sich bis hart an den freien, scharfen Helixrand. Nach oben sind die Muskelfasern bis in die Höhe der Spina helicis zu verfolgen; nach unten setzen sie sich eine Strecke weit auf die aus der Concha kommende Wurzel der Helix fort. Der parallele Verlauf aller Bündel der genannten Gebilde, die sie verbindende Bindegewebsmembran sind uns Zeugnis für den einstmaligen unmittelbaren Zusammenhang aller dieser Theile, welche die Abkömmlinge des Depressor helicis sind. Beim Menschen bezeichnet man den dem freien, hinteren Helixrande benachbarten Muskeltheil als M. helicis minor, die auf der Außenfläche der Helix sich weit hinauf erstreckenden als M. helicis maior und den von der Spina helicis zum Tragus sich zuweilen ausdehnenden Theil als M. pyramidalis auriculae. Die beiden letzten stellen auch beim Menschen oft nur einen Muskel vor, welcher stellenweise durch die Spina helicis in einen oberen (M. helic. maior) und in einen unteren Abschnitt (M. pyramid.) getrennt erscheint. Die beiden Mm. helicis können beim Menschen weit von einander abgetrennt sein und ihre ursprüngliche Gemeinsamkeit so vollständig eingebüßt haben, dass der Faserverlauf des M. hel. minor, der auf dem Schenkel der Helix in die Concha hineinreicht, nicht mehr parallel, sondern stumpfwinklig zu dem des M. helicis maior anzutreffen ist. Die dem Pyramidalis entsprechende Portion ist beim Gorilla die ansehnlichste; sie entspricht anatomisch wie funktionell noch am meisten einem Theile des Depressor helicis der Prosimier. Der ansehnliche Depressor helicis des Schimpanse (vgl. Op. cit. pag. 60, Fig. 28) entspricht im Wesentlichen demjenigen des Gorilla; an ihm fällt indessen der Mangel der auf die Außenfläche der Helix fortgesetzten Muskeltheile auf. Welcher der beiden Anthropoiden im Baue dieses Muskels primitiver sich verhalte, ist wohl zu Gunsten des Gorilla zu entscheiden. Beim Orang werden jegliche Spuren eines Depressor helicis vermisst.

Ehlers beschreibt beim Gorilla den M. helicis minor, welcher von der Wurzel der Helix zur Spina helicis zieht, als den am kräftigsten entwickelten Muskelbauch, den M. helicis maior als eine bindegewebige mit Muskelfasern durchsetzte ziemlich breite Platte (O. c. pag. 31).

2) Musculus zygomaticus (zygomatico-labialis). (Fig. 1.) Als Zygomaticus bezeichnen wir bei den Primaten diejenige Portion der Anfangs völlig einheitlichen Muskelplatte der Oberlippe und der Orbitalregion (M. zygom.-orbital.), welche am Jugale Be-

festigung sich erwarb und von diesem zur Oberlippe wie in primitiveren Zuständen sich erstreckt. Sie entstand aus dem Lippentheile des Auriculo-labialis superior der Prosimier, welcher ein Theil des M. subcutaneus faciei war. Ein Zusammenhang mit den benachbarten Muskelportionen kann sich allenthalben erhalten: ein solcher besteht beim Gorilla in unmittelbarster Weise nur noch an der Oberlippe mit dem medialen, vorderen Nachbar, der sich zu einem selbständigen Zwischengliede zwischen dem Orbicularis oculi und dem Zygomaticus ausbildete. Der Zygomaticus des Gorilla entsteht mittels einer 0,6 cm langen und 0,2 cm breiten, derben Sehne am Jochbogen. Die Ursprungsstelle ist nur 2 cm von der Ohrmuschel und 2,8 cm vom Orbitalrande entfernt. Die Sehne verläuft parallel dem oberen Rande des Jochbogens und ist direkt gegen das Ohr gerichtet. Auch darin besteht noch ein Anklang an die ursprüngliche Faserrichtung des Auriculo-labialis superior der Prosimier. In den Sehnenfasern erkennen wir Strecken des umgewandelten Muskels. Bei Hapale und Mycetes verliefen die Sehnenfasern noch weiter ohrwärts (Op. cit. pag. 66). Der Zygomaticus des Gorilla verbreitert sich der Oberlippe zu. Dicht vor seinem Ende ist er 0,9 cm breit. Seine Fasern befestigen sich, 0,5 cm von der Mundspalte entfernt, an der subcutanen derben Lippenfascie, welche bis an den Lippenrand heranreicht. Die Insertionslinie ist 1,2 cm lang; ihr vorderes, mediales Ende liegt über dem Mundwinkel, so dass der ganze Muskel lateral von letzterem sich festheftet. Alle Insertionsbündel bedecken den Orbicularis oris, die lateralen sind z. Th. von dem zur Oberlippe fortgesetzten Platysma überlagert. Zarte vordere und hintere Randbündel spalten sich vom Muskel los und erreichen die Oberlippe nicht: sie verlieren sich in der dem Zygomaticus benachbarten Fascie. Die bei fast allen übrigen Primaten sonst vorhandenen tiefen, unter dem Orbicularis oris befindlichen Insertionsbündel fehlen dem Gorilla. dieser nimmt dadurch eine Sonderstellung ein und unterscheidet sich in dieser Hinsicht wesentlich vom Schimpanse, bei dem die tiefen Bündel sehr ansehnlich sind. Diese tiefen Zygomaticusbündel hat Rex (O. c. pag. 279) auch an Schnitten beim Schimpanse nachweisen können. Nach diesem Autor wird der Triangularis »von den zur Haut und Schleimhaut ziehenden Zweigbündeln des Zygomaticus umfasst«. Beim Orang werden die zur Schleimhaut ziehenden Bündel vollständig vermisst. Auf die Unzulänglichkeit diesbezüglicher Angaben Perregaux's macht Rex pag. 284. Anm.) aufmerksam. Wegen des sonst so allgemeinen Vorhandenseins der tiefen Insertionen bei den

Primaten ist es nicht unwahrscheinlich, dass dieselben beim Gorilla zu Grunde gingen. Bestimmte thatsächliche Anhaltspunkte für deren einstmalige Existenz ließen sich indessen nicht gewinnen. — Eilers schildert den M. zygomaticus des Gorilla als ein durchaus selbständiges, von Nachbarmuskeln völlig gesondertes Gebilde, dessen Ursprung am Jugale, dicht über der Sut. zygom.-max. liegt. Die Insertion an der Haut der Oberlippe über dem Mundwinkel wird als in der Nachbarschaft des M. quadrat. labii super. liegend geschildert (O. c. pag. 22). — Chudzinski (O. c.) begnügt sich mit folgender Schilderung des Zygomaticus und anderer Muskeln: »Les muscles grands et petits zygomatiques, les releveurs de l'aile du nez et de la lèvre supérieure sont également très larges et forts; ils sont confondus presque en eune seule masse musculaire.« Es ist sehr zu bedauern, dass Chudzinski keine näheren Mittheilungen über den M. zygomaticus minor des Gorilla machte, welcher bei anderen Anthropoiden vermisst wird.

3) M. orbito-labialis — M. orbito-malaris. Zwischen dem Zygomaticus und dem Orbicularis oculi erhielt sich eine intermediäre Muskelplatte, welche im Ursprunge mit dem Orbicularis oculi und in der Insertion mit dem Zygomaticus auf das innigste zusammenhängt. Sie ist das Bindeglied zwischen beiden Muskeln. Sie zerfällt nach Art der Insertion in zwei Abschnitte, von denen der größere laterale aus der Umgebung der Orbita zur Oberlippe gelangt, der andere kleinere mit gleichem Ursprunge in der Malarregion endigt. Den ersteren Abschnitt wollen wir als M. orbito-labialis, den zweiten als M. orbito-malaris unterscheiden. Beide gehören zu einer Muskelgruppe, welcher der Zygomaticus so gut wie der Orbicularis oculi angehören, keiner von ihnen jedoch kann weder dem Orbicularis oculi noch dem Zygomaticus zugezählt werden, da die wichtigsten Merkmale für die Natur der letzteren einem jeden abgehen, auch keinem jemals eigen waren. Im Ursprunge ist der Orbito-labialis vom Zygomaticus 0,4 cm entfernt, nahe der Insertion ist er mit diesem in der Ausdehnung von 0,5 cm vereinigt. Zwischen beiden spannt sich eine derbe Fascie aus, in welche die Muskelränder wie eingelassen sind. Diese Fascie setzt sich in die Temporalregion fort (Fig. 1), überzieht den Ursprungstheil des Zygomaticus und lehnt sich wieder an den lateralen Rand des letzteren und an den oberen Rand des Platysma an. In dieser Fascie hat sich der primäre Zusammenhang zwischen Zygomaticus und der intermediären Portion, dem Orbito-labialis, erhalten. Dieser entspringt

aus der Fascie in der Schläfengegend, gerade da, wo der obere Rand des Jochbogens aufwärts in den orbitalen Randwulst sich fortsetzt. Im Ursprunge ist der Orbito-labialis 0,2 cm, nahe der Insertion an der Oberlippe ca 0,5 cm breit. Der Orbito-malaris besteht nur aus wenigen Bündeln, verläuft vorwärts und endigt, in engem Anschlusse an den Orbicularis oculi und unter Divergenz seiner Fasern, auf dem M. levator labii super. proprius in der subcutanen Fascie der Wange. Der labiale Haupttheil der intermediären Zone gelangt in leichter Krümmung nach unten und vorn. Er endigt vorn im Anschlusse an den Zygomaticus an der subcutanen Fascie der Oberlippe, und zwar in einer dem Lippenrande fast parallelen Linie, welche vorn etwa 0,7, hinten etwa nur 0,5 cm von der Lippenspalte entfernt ist. Seinen vorderen Insertionsbündeln lehnt sich der Levator labii proprius an; dieser Zusammenhang ist ein erworbener. In der intermediären Portion ist das Material für einen Muskel enthalten, welcher beim Menschen als Zygomaticus minor durch einen neu erworbenen Ursprung vom Jugale und den beibehaltenen primären Zusammenhang mit Theilen des Orbicularis oculi sich auszeichnet. Durch den Ursprung vom Skelete erlangt der Zygomaticus minor des Menschen gar häufig vorn eine Annäherung an den Muscul. levator labii sup. proprius, die bis zu einer Verschmelzung beider Gebilde führen kann. Für derartige Einrichtungen fehlen beim Gorilla so wie bei den übrigen Anthropoiden noch die nöthigen Bedingungen. Eine nähere Berührung beider Muskeln liegt nur an der Oberlippe vor.

Beim Schimpanse ist die intermediäre Portion in gleicher Weise wie beim Gorilla in orbito-labiale und in orbito-malare Bündellagen zu trennen. Dieselben sind aber nirgends eine merkliche Spaltung weder vom Zygomaticus noch vom Orbicularis oculi eingegangen. Es ist hier die Einheitlichkeit der ganzen Muskelplatte erhalten geblieben. Beim Orang bestehen große Verschiedenheiten vom Schimpanse und Gorilla, in so fern es zur Ausbildung eines Zygomaticus nicht kam und nur orbito-(temporo) labiale und orbito-malare Bündel vorhanden sind.

4) Musculus orbicularis oculi. Wo es sich auch immer darum handeln sollte, nach der Feststellung des Begriffes »Orbicularis oculi« eine Eintheilung dieses Muskels zu geben, hat man davon auszugehen, nur diejenigen Bündel in Rechnung zu ziehen, welche einen kreisförmigen Verlauf oder die Strecke eines solchen um die Lidspalte einhalten. Bündel, welche niemals einen orbiculären Ver-

lauf besaßen, sind keine Theile eines Orbicularis oculi. Dies trifft beim Gorilla für die orbito-malaren und orbito-labialen Elemente zu. Eben so fehlt die Berechtigung, Muskelbündel als Theile des Orbicularis oculi aufzuzählen, welche aus dem orbiculären Systeme heraus traten, um neue Muskeln zu bilden. Letztere sind als Abkömmlinge des Orbicularis oculi bezeichnet. Zu diesen gehören der Depressor und Corrugator supercilii etc. Welche Eintheilung der orbiculären Bündel die beste sei, will ich nicht entscheiden. Unzweckmäßig erscheint es mir indessen nicht zu sein, die in der Orbita als orbitale von den extraorbitalen aus einander zu halten, von denen die letzteren nach außen hin den primitiven Charakter durch den Übergang in Längsbündel der gemeinsamen Zygomatico-Orbicularis-Platte vermitteln. Von den orbitalen Bündeln wären wieder die palpebralen von den extrapalpebralen zu unterscheiden etc.

Im Anschlusse an die intermediäre Portion entsteht noch auf dem Jugale von der oberflächlichen Schläfenfascie ein 0,15 cm breites Bündel, welches nach vorn und aufwärts verläuft, den unteren scharfen Rand des Orbicularis oculi bildet und in engstem Konnexe zum Orbito-malaris verharrt. Die oberen Orbicularisbündel nehmen lateral rasch einen steilen Verlauf ein und liegen fast parallel dem Orbitalrande. Die von einander sich trennenden lateralen Randbündel sind in die Fascia temporalis superficialis fest eingelassen, erscheinen dadurch wie zu ihr gehörige Theile. Sie haben vermuthlich nach oben hin niemals einen kreisförmigen, mit den übrigen Orbicularistheilen übereinstimmenden Verlauf besessen. Sie sind 0,9 cm lateralwärts vom scharfen Orbitalrande verfolgbar, sie werden lateral äußerst zart, so dass, die geschlossene Lage des Orbicularis oculi nur 0,7 cm beträgt. Die dem Supraorbitalrande folgenden, zu höchst liegenden Orbicularistheile sind vom Orbitalrande lateral 0,6, medial nur 0,3 cm entfernt. In dieser geringen Ausdehnung des Orbicularis oculi über den Orbitalrand stimmt Gorilla mit den übrigen Anthropoiden überein und unterscheidet sich mit ihnen ganz erheblich von der beim Menschen waltenden größeren Ausdehnung des Orbicularis oculi. Ehlers (O. c. pag. 28) hebt die geringere Entwicklung des Systems des Orbicularis oculi beim Gorilla im Vergleiche zum Menschen besonders hervor.

Um etwaigen sich erhebenden Einwendungen gegen diesen Ausspruch zu begegnen, stellte ich Messungen an menschlichen Leichnamen an, um die große Verschiedenheit der Ausdehnungsweise des

Orbicularis über den Orbitalrand zwischen den Anthropoiden und dem Menschen auch durch Zahlen hervortreten zu lassen. An den ersten sechs auf dem Secirsaale gut präparirten Objekten maß ich die laterale, geschlossene Ausdehnung des Orbicularis oculi, dann die Entfernung vom Orbitalrande bis zur Helix und bestimmte das Längenverhältnis Beider zu einander. Die Maßverhältnisse nahm ich in gleicher Weise für die Anthropoiden auf (vgl. Fig. 24 und 28 der citirten Arbeit).

Mensch.	Laterale Ausdehnung des Orbicularis oculi über den Orbitalrand.	Entfernung des Orbitalrandes bis zur Helix.	Verhältnis der Orbicularis-Ausdehnung zur Orbita-Helixstrecke.
1)	2,3	7,5	1 : 3,29
2)	3,5	8,5	1 : 2,4
3)	2,7	7	1 : 2,8
4)	2,1	6,6	1 : 3,14
5)	2,5	8	1 : 3,2
6)	2,2	7,4	1 : 3,2
Im Mittel	2,5	7,5	1 : 3
Schimpanse	1	5,5	1 : 5,5
Gorilla	0,7	4,6	1 : 6,57
Orang	0,5	5,0	1 : 10,0

Aus dieser Tabelle erhellt ohne Weiteres die Thatsache, dass erstens die laterale Ausdehnung des menschlichen Orbicularis oculi um ein Mehrfaches größer ist als bei den Anthropoiden, dass zweitens das Größenverhältnis der lateralen Orbicularisausdehnung zur Länge zwischen Orbita und Helix vom Orang zum Gorilla, von diesem zum Schimpanse und von diesem zum Menschen um ein Bedeutendes zunimmt.

Wenn wir die Abbildung der Gesichtsmuskulatur eines Gorilla von Chudzinski (O. c.) für diese Tabelle zu Rathe ziehen wollten, so würde sich ein großes Missverhältnis zwischen meinen Angaben und den Darstellungen von Chudzinski herausstellen, da wir auf jener Abbildung den Orbicularis oculi in geschlossener Lage mehr als ein Drittel der Strecke zwischen dem Orbitalrande und der Helix auriculae einnehmen sehen. Derjenige, welcher die Abbildung Chudzinski's kennt, wird mit mir der Meinung sein, dass dieselbe in Bezug auf Größenverhältnisse nicht zuverlässig ist, dass wir jedenfalls vorsichtig sein müssen, Schlüsse aus den auf ihr sich findenden Einzelheiten zu ziehen.

Die von der Temporalfascie kommenden und das Jugale überschreitenden Bündel des Orbicularis des Gorilla schließen am medialen Theile des Infraorbitalrandes ab: der Muskel ist hier scharf berandet. In der Augenhöhle sind die orbiculären Bündel sehr kräftig: sie erreichen oben und unten den Lidrand: sie ziehen alle dem medialen Augenwinkel zu. Die von unten kommenden Bündel gelangen an das Ligam. palpebrale mediale, die von oben kommenden befestigen sich in der Tiefe am Processus frontalis des Maxillare, bedeckt vom Ligam. palpebr. med. und in Folge dessen auch von den Insertionen der Bündel des unteren Augenlides. Die oberen, supraorbitalen Muskelbündel gelangen, medianwärts ziehend, zur subcutanen Fascie am Augenhöhlenkamm, wo sie mit dem M. depressor supercilii gemeinsam endigen (Fig. 1). Durch die verschiedene Endigungsweise der oberen und unteren Muskelbündel ist die Annahme eines vollkommen geschlossenen Muskels und die einer Übereinstimmung mit den vom Menschen beschriebenen ausgeschlossen, bei dem eine tiefe Portion am hinteren Schenkel des Lig. palp. med. und hinter der Crista lacrym. post. entspringt, um den beiden Thränenröhrchen folgend zum freien Lidrande zu gelangen (Horner'scher Muskel). In der Nähe des äußeren so wie des inneren Augenwinkels endigen einige der dem Lidrande benachbarten Bündel an der Haut des Lidrandes. Lateral vom äußeren Augenwinkel ist die Kontinuität des orbicularen Verlaufes unterbrochen: die Bündel durchkreuzen sich hier und erlangen dadurch lateral vom Lidrande sicherere Angriffspunkte, ohne dass ein Lig. palp. lat. nachweisbar wäre, das uns Merkel beim Menschen als eine härtere, verfilzte Bindegewebsmasse darstellt, »ähnlich den sehnigen Inskriptionen, wie sie an einer Reihe anderer Muskeln vorkommen« (Handb. d. ges. Augenheilkunde. Gräfe-Sämisch). Ob an der Pars palpebralis des Gorilla auch ein Moll'scher Musc. subtarsalis sich unterscheiden lässt, habe ich nicht untersucht. Faserbündel, welche Merkel beim Menschen vom Lig. palpebr. med. zur Haut des unteren Augenlides und der Wange verlaufen sah, fehlen beim Gorilla.

Die den Zygomaticus, die intermediäre Portion und den Orbicularis oculi umfassende Muskellage zeigt sich beim Schimpanse und Orang ganz anders angeordnet als beim Gorilla. Bei diesen beiden Anthropoiden ist der Zusammenhang aller Theile der Muskellage erhalten geblieben: die einzelnen Abschnitte lassen sich nur durch den Verlauf entweder zur Lippe oder zur Orbita von einander unterscheiden. Ein großer Theil der Oberlippenbündel des Schim-

panse errang sich in der Tiefe Befestigungen am Jugale; ihm lehnen sich aber aufwärts Ursprungsbündel aus der Fascia temporalis auf das Unmittelbarste an. Beim Orang hingegen fehlt eine Jugalportion vollständig, so dass die Oberlippenfasern aus der Schläfenfascie entspringen, mittels deren sie sich den orbicularen anschließen. Ob eine Jugalportion beim Orang einst vorhanden war, nun aber rückgebildet ist, oder ob eine solche niemals angelegt war, ist eher zu Gunsten der letzteren Annahme zu entscheiden. Ein sicheres Urtheil hierüber lässt sich jedoch nicht fällen (vgl. Op. cit. pag. 68). Sollte sich die letztere Annahme einst sicherer begründen lassen, so ist dem Orang in Bezug auf die betreffende Muskelanordnung der niederste Rang unter den Anthropoiden anzuweisen. Das Fehlen jeglicher Beziehung der Oberlippenbündel zum Jugale findet sich bei den Primaten sonst nirgends mehr: es kommt aber den Prosimiern allgemeiniglich zu. Die Einrichtungen beim Orang würden sich also nur von Formen, welche tiefer als die Primaten stehen, herleiten lassen. Einen noch höheren Platz nimmt Schimpanse, den höchsten Gorilla unter den Anthropoiden ein, dessen Zygomaticus sogar selbständiger ist, als dieser Muskel in der Regel beim Menschen auftritt.

5) Abkömmlinge des Orbicularis oculi: Musculus levator labii alaeque nasi. — Musc. procerus nasi. — Musc. depressor supercilii. — Musc. corrugator supercilii. Die bei den Prosimiern waltenden Verhältnisse fanden bei der Erklärung derjenigen des Gorilla direkte Anwendung. Dort ergab sich der M. levator labii alaeque nasi als ein von der unter der Lidspalte befindlichen Partie des Orbicularis oculi abstammendes, mächtiges Gebilde. Dasselbe erstreckte sich vom medialen Augenwinkel aus einheitlich bis zur Medianlinie und aufwärts bis zur Stirn. Oberhalb des Augenwinkels fand eine sekundäre Vereinigung mit den Orbicularisbündeln über der Lidspalte statt. Die Fasern gelangten zur Nase und zur Oberlippe. Beim Gorilla ist an diesem Muskelgebilde eine Spaltung in einen medialen, auf dem Nasenrücken lagernden Abschnitt, den Procerus nasi, und in einen lateralen Abschnitt, den Levator labii alaeque nasi vor sich gegangen. Beide bezeugen ihre primitive Einheitlichkeit noch durch eine sie innig verbindende, derbe Fascie (Fig. 1). Auch treten zarte Muskelbündel des Levator labii et nasi oberhalb des Augenwinkels zum Procerus über. Außerdem werden beide durch einen gemeinsamen Facialisast versorgt (Fig. 2). — Der Musc. procerus nasi

ist in der Medianlinie mit dem andersseitigen verschmolzen; er ist kräftig und langgestreckt, entfernt sich vom Levator labii alaeque nasi in der Höhe des Augenwinkels etwa 0,2, weiter unten bis auf 0,6 cm. Der Muskel entsteht 1,7 cm abwärts vom Augenwinkel am Perioste des Nasale und begiebt sich aufwärts zur subcutanen Fascie der Glabella, wo sich seine Fasern mit denen des Frontalis theilweise verflechten, auch mit Insertionsbündeln einer tiefen Schicht des Corrugator supercilii zusammenhängen. — Der Musculus levator labii alaeque nasi ist durch intermediäre Theile (M. malaris medialis) mit dem Orbicularis oculi noch vereinigt (Fig. 1). Diese intermediären Bündel sind aus dem Systeme des Orbicularis oculi völlig herausgelöst und können in Folge dessen mit Recht auch nicht mehr als Theile des Orbicularis aufgeführt werden. Der Levator labii alaeque nasi stammt von der Portion unter der Lidspalte her. Nur wenige Bündel finden am Ligamentum palpebrale mediale Befestigungen; die kräftigen, medialen ziehen in einer 0,2 cm breiten Platte ohne jegliche Anheftungen am medialen Augenwinkel vorbei und direkt aufwärts bis zum Supraorbitalrande, wo sie divergiren und an der derben subcutanen Fascie in einer Breite von 0,6 cm auf dem M. frontalis befestigt sind. Die medialen Insertionsbündel bleiben nur 0,4 cm von der Medianlinie entfernt. Die vom Ligamentum palpebrale mediale bis zum Supraorbitalrande ausgedehnte Muskelstrecke entspricht einem M. depressor supercilii, welcher hier als der obere Theil des Levator labii alaeque nur von den Unterlidspaltentheilen des Orbicularis oculi abgeleitet werden kann. Bei denjenigen Formen hingegen, bei welchen jener Zusammenhang durch erworbene Beziehungen zum Lig. palp. med. aufgegeben ward, ist die Entscheidung schwer zu treffen, ob der M. depress. superc. den Portionen des Orbicularis oberhalb oder unterhalb der Lidspalte entstamme. Die Innervation kann dann oft allein Aufschluss darüber geben. Der Depressor superc. des Gorilla bedeckt supratarsale Bündel des Orbicularis (Fig. 1). Der Levator labii alaeque nasi verbreitert sich nach unten hin. Die lateralen Theile ziehen zur Oberlippe und endigen auf dem Muscul. levator labii proprius, 1,7 cm von der Lippenspalte und 0,8 cm von der Nasenöffnung entfernt. Die nasalen Bündel befestigen sich an der derben schwieligen Haut der Nase. Der Muskel ist mit einem scharfen, medialen, leicht ausgeschweiften Rande versehen (Fig. 1). Von ihm hat sich eine tiefe Schicht abgespalten, welche nach seiner Entfernung auf der Fig. 3 dargestellt werden konnte. Diese besteht

aus zarten, vom Ligam. palpebrale mediale bis zum Levator labii proprius am Maxillare entstehenden Bündeln, welche zum oberen Rande der gewulsteten Nasenflügelränder sich begeben und weiter medianwärts in eine Bindegewebsmembran übergehen.

Die Oberlippenbündel des Levat. labii alaeque nasi sind beim Gorilla von den Insertionen des Levat. labii proprius deutlich getrennt. Ehlers schildert von dem Caput angulare des M. quadratus labii proprius ein Gleiches (O. c. pag. 24). Bei anderen Formen (Orang und häufig beim Menschen) kommt durch den parallelen Verlauf der Bündel beider Muskeln eine sekundäre Vereinigung zu Stande. Gorilla verhält sich primitiver als jene Formen.

In einer vom Orbicularis oculi abstammenden tiefen Schicht glaube ich die ersten Spuren eines Corrugator supercilii zu erkennen (Fig. 2). Der Muskel entspringt in zwei Bündeln vom Processus frontalis des Maxillare, bedeckt vom Ligam. palpebr. med. und in innigem Zusammenhange mit den hier inserirenden von oben kommenden, oberflächlichen Orbicularisbündeln. Die tiefen Bündel liegen dem Thränensacke eng an, ohne eine Einwirkung auf diesen haben äußern zu können; sie steigen divergirend auf- und medianwärts und inseriren an der subcutanen Fascie der Glabella, an der sie dem Frontalis innig sich anlehnen. Die Ursprungsbündel dieser tiefen Schicht sind von dem am Skelete sich anheftenden Musculus frontalis (Fig. 2) durch die Sutura maxillo-frontalis geschieden. An der Glabella sind die Insertionstheile vom M. depressor supercilii theilweise bedeckt. Auf der Fig. 2 wurde nur der Ursprungs- und der Insertionstheil des Corrugator supercilii abgebildet, damit der von ihr bedeckte sich anheftende Frontalis erkennbar wurde. In der Wirkung unterstützt hier der Corrugator den M. depressor supercilii, welche gemeinsam die Haut der Augenbraue herabzuziehen vermochten. Ehlers vermisste »jene Faserzüge (des Orbicularis oculi), welche zum M. frontalis gehen« und fand dies in Übereinstimmung mit den Angaben von Duvernoy und Macalister, dass ein M. corrugator supercilii fehle (O. c. pag. 21 und 28). Ist der Corrugator supercilii ein Abkömmling der Orbicularistheile oberhalb der Lidspalte, so stammt der Depressor supercilii von denen unter derselben her. Bei anderen Formen, vorzüglich beim Menschen, können sich dem Depressor supere. wohl auch Muskelbündel über der Lidspalte hinzugesellen. Immer entspricht der Depressor oberflächlichen, der Corrugator selbständig gewordenen, tiefen Orbicularisportionen. Beim Schimpanse ist ein Depressor supercilii nachzuweisen, während

ein Corrugat. sup. vermisst wurde; beim Orang hingegen entsprang ein Corrugator vom Thränenbein und verlief zur Stirn (Op. cit. pag. 82). Im Vergleiche der betreffenden Muskeln bei den drei von mir untersuchten anthropoiden Affen muss man dem Gorilla zwar den höheren Platz zuerkennen, man darf aber den gewaltigen Abstand nicht verkennen, der zwischen diesem Thiere und dem Menschen in Bezug auf den Corrugator supercilii besteht.

6) Abkömmlinge des Musculus orbito-auricularis: Musc. auricularis sup. et anterior — M. frontalis. Aus dem einheitlichen Muskel, welcher bei den Halbaffen und auch noch bei einigen niederen Primaten von dem Orbitalrande aus über Stirn, Schläfe und untere Scheitelregion zur Ohrmuschel sich begiebt, geht bei höheren Primaten nach vollzogener Kontinuitätstrennung der Bündel ein vorderer Abschnitt als Musc. frontalis, und ein hinterer als Musc. auricularis anterior et superior hervor. Die Scheidung der einheitlichen Platte in diese beiden Muskeln vollzieht sich zuerst in den oberen Regionen, so dass die Einheitlichkeit beider durch untere temporale Bündel noch erhalten sein kann, während an der Stirn- und dem Scheitel die Trennung bereits vollendet ist. Alle möglichen Übergangsstadien wurden bei den Primaten gefunden. Der höchste Grad der Differenzirung tritt uns beim Menschen entgegen. Schon bei Neugeborenen pflegt der Frontalis vom Auricularis gesondert zu sein. Die Bündel beider Muskeln, einst in einander übergehend, sind streckenweise rechtwinklig zu einander gestellt, streckenweise verlaufen sie sogar senkrecht und parallel mit einander zum Schädeldache empor, so dass die gegenseitige Verlaufsrichtung um 90—180° sich veränderte (vgl. Op. cit.). Die am Gorilla gefundenen Thatsachen lehnen sich an die vom Menschen bekannten Verhältnisse enger als an die vom Schimpanse an.

Die Trennung des Frontalis vom Auricularis ist beim Gorilla eine vollständige. Auch die Bündel eines dieses Muskels liegen nirgends mehr in der Verlängerung der Bündel des anderen, sie sind an den Berührungsstellen fast senkrecht zu einander gestellt. Die genaueren Zustände sind folgende (vgl. Fig. 1):

a) Der Musculus frontalis bedeckt die ganze Stirnregion, bildet eine einheitliche Platte, in der die einzelnen Bündel nicht deutlich von einander getrennt sind. Nur laterale, zarte Elemente sondern sich von ihren Nachbarn etwas ab. Aufwärts erscheint hier und da eine sehnige Unterbrechung in dem Frontalis, und die Kontinuität der Bündel gelöst (Fig. 1). Die medialen Theile lehnen

sich an den andersseitigen Frontalis an, die lateralen sind von der Medianlinie ungefähr 3,8 cm entfernt und befinden sich etwa in der Fortsetzung der lateralen Bündel des Orbicularis oculi. Die medialen Bündel reichen vom Orbitalrande etwa 3,5 cm, laterale etwa 4,5 cm über die Stirn zum Scheitel empor. Reichliche laterale Bündel überlagern Abschnitte des Auricularis anterior. Dies ist in der Geschichte des M. orbito-auricularis eine ganz spät auftretende Erscheinung und nur hier und beim Menschen bisher beobachtet. Sie setzt das Stadium der vollständigen Lostrennung des Frontalis vom Auricularis voraus. Der Muskel heftet sich da, wo er nicht dem Auricularis anterior auflagert, auf das innigste an die bewegliche, subcutane Schädelfascie (Galea aponeurot.) an und steht zu dieser in demselben Verhältnisse wie der M. occipitalis. Der Musc. frontalis ist gegen seinen Ursprung hin vom Orbicularis oculi und medianwärts von den oberflächlich sich anheftenden Corrugator supercilii, Depressor superc. und Procerus nasi bedeckt. Nach der Entfernung dieser drei Muskeln erkennt man den Ursprung des Frontalis (vgl. Fig. 2). Die genaueren Zustände dieses Ursprunges kannte ich noch nicht, als ich einige Angaben über den Gorilla in den Aufsatz über die Gesichtsmuskeln der Primaten aufnahm. Es schlichen sich dort Ungenauigkeiten ein, welche nach Maßgabe der folgenden Mittheilungen zu korrigiren sind (vgl. Op. cit. pag. 88). Die medialen und lateralen Frontalisbündel entspringen aus einer derben, dem Orbitalrande aufgelagerten Fascie. Die am weitesten lateral gelegenen Bündel steigen aus letzterer etwa 1,2 cm vom Orbitalrande entfernt aufwärts. Kräftige, den mittleren Abschnitt des Frontalis konstituirende Bündel spalten sich 0,7 cm über dem Orbitalrande in laterale, abwärts und dem letzteren parallel verlaufende Züge, welche als oberflächliche Schicht auf der seitlichen Frontalisportion festgeheftet sind. Medianwärts sich abspaltende kräftige Züge sind median- und abwärts in die Augenhöhle hinein zu verfolgen; sie entstehen am Lacrymale und Frontale, unten dicht hinter der Sutura maxillo-lacrymalis, durch welche sie auch vom Ursprunge des Corrugator supercilii getrennt bleiben. Die oberen Bündel dieser Skeletursprünge nehmen einen transversalen Verlauf: sie entstehen an der Glabella. Auf der Fig. 2 sind diese Frontalistheile in ganzer Ausdehnung und zugleich in ihrem Verhalten zum Corrugator supercilii dargestellt, dessen Ursprungs- und Insertionsbündel erhalten sind, indessen die mittleren Muskeltheile auf der Zeichnung nicht abgebildet wurden.

Eine Eigenthümlichkeit des Frontalis ist noch hervorzuheben: sie besteht darin, dass einige der am weitesten unten am Lacrymale entstehenden Bündel, oberhalb des Orbitalrandes nicht aufwärts zur Stirn, sondern bogenförmig nach außen sich umbiegend, eine parallele Verlaufsrichtung mit dem Orbicularis oculi erlangen (Fig. 2). Einen Millimeter aufwärts liegen ähnlich sich erstreckende Frontalisbündel, die aber mit den an der Fascie entstehenden Theilen zusammenhängen.

Ob diese letztgenannten Einrichtungen als Überbleibsel primitiver Zustände oder als Weiterbildungen aufgefasst werden müssen, vermag ich nicht zu entscheiden.

Die Ursprünge des Frontalis vom Skelete sind beim Schimpanse in gleicher Weise vorhanden, wie beim Gorilla; sie liegen dort in der Nähe des medialen Augenwinkels am Stirnfortsatze des Oberkiefers und am Lacrymale. Die beim Gorilla aus der Fascie des Supraorbitalrandes entstehenden Muskelbündel reichen beim Schimpanse theilweise bis zur Höhe des oberen Augenlides herab (Op. cit. pag. 87: Fig. 29). Beim Orang entspringt der M. frontalis am seitlichen und oberen Theile des Supraorbitalrandes mittels einer zarten und einheitlichen Sehnenplatte (O. c. pag. 89).

Die Angaben Chudzinski's (O. c. pag. 583) über die Anordnung des Musculus frontalis bei einem jungen Gorilla sind von den unsrigen sehr verschieden. Der Frontalis wird als sehr breit geschildert; er reichte vom oberen Rande des Jochbogens bis zur Sagittallinie empor. Die unteren Faserbündel, welche die ganze Schläfe bedecken, verlaufen vom Orbitalrande aus nach unten und hinten: sie werden von anderen Bündeln des Auricularis sup. bedeckt. Diese Anordnungsart würde etwa der beim Orang von mir gefundenen entsprechen.

b) Der Musculus auricularis anterior et superior (Fig. 1) des Gorilla ist eine selbständige Muskelplatte, welche vorn und oben streckenweise von den senkrecht zu ihr stehenden Frontalisbündeln überlagert ist. Die einem Auricularis anterior entsprechende Portion ist mehrfach zerklüftet und aus äußerst zarten Elementen zusammengesetzt. In der Scheitelregion ist die Kontinuität der Bündel durch reichliche sehnige Einlagerungen unterbrochen. Außerdem zeigen sich an den Stellen, welche die Arteria temporalis und die Art. auricularis posterior einnahmen, Umbildungen von Muskelbündeln zu Sehnenfasern, wodurch die Platte in der Gegend der Pars auricularis superior längsgespalten erscheint. Sie ist hinten scharf berandet: die hinteren Bündel bleiben von der Sagittallinie

3,2 cm entfernt. Nahe der Ohrmuschel sind die hinteren Auricularisbündel etwa 0,4 cm vom Musculus occipitalis, weiter medianwärts ungefähr 1,4 cm entfernt. Zwischen beiden Muskeln spannt sich die bewegliche Bindegewebsmembran, die subcutane Fascie des Schädeldaches (Galea aponeurot. aus, in welche auch die Ursprungstheile des ganzen Auricularis ant. et sup. in der Scheitelregion fest eingefügt sind. Letzterer besitzt zur Schädelfascie ganz gleiche Beziehungen wie der Occipitalis und Frontalis; d. h. alle drei Muskeln befestigen sich nur an ihr, ohne in ihr eine Sehne zu besitzen. Der obere Rand des Auricularis ist durch hier und da weiter aufwärts greifende Muskelpartien unregelmäßig: er wird stellenweise durch obere, abgesprengte Theile dargestellt. Der vordere Rand des Auricularis ist nicht scharf markirt, denn hier werden die vorderen Bündel immer zarter und gehen schließlich vorn in eine derbe Fascie über. Diese schließt sich dem Augenhöhlenrande und dem Jochbogen eng an: sie befindet sich unter der oberflächlichen, welche aus dem Orbicularis oculi hervorgeht und mit dem Zygomaticus zusammenhängt, aber ohne Anheftungen am Jochbogen aufzuweisen. Die Bündel des Auricularis reichen nach oben und vorn bis in die seitliche Stirnregion, nach unten und vorn bis in den oberen Theil der Schläfe; vom Supraorbitalrande bleiben sie etwa 2 cm entfernt. Die vorderen zarten und von einander getrennten Bündel sind häufig in der Längsausdehnung sehnig unterbrochen, hier und da aus dem parallelen Verlaufe herausgetreten. Auch in dieser unregelmäßigen Anordnung äußern sich Merkmale der Rückbildung. Der Verlauf der vorderen Bündel geht in leichtem Bogen nach oben und vorn bis unter den lateralen Rand des Frontalis. Nach hinten und unten gehen sie 2 cm vor der Ohrmuschel in eine derbe Sehnenfascie über, aus welcher erst dicht vor dem Ohre wieder eine Muskelplatte aus kräftigeren, bis zu 1,5 cm langen Bündeln hervorgeht. Letztere liegen in direkter Fortsetzung der temporalen, abgesprengten Elemente der Pars auricularis anterior; die hinteren Bündel verlaufen fast senkrecht und lehnen sich den Elementen der Pars auricularis superior an. Die kleine Muskelplatte befestigt sich, bedeckt vom Depressor helicis, am vorderen Rande der Helix und an dem oberen Rande des knorpeligen Gehörganges (Fig. 1). In der Abspaltung der Ohrportion des Auricul. anterior spricht sich hinwiederum die Rückbildung der Letzteren aus. Eine mächtige Ausbildung erreichte der über der Ohrmuschel gelagerte Abschnitt des Musculus auricularis (Pars auric. sup.), dessen Bündel allenthalben in den vorderen

übergehen. Jedoch auch er besitzt deutliche Anzeichen einer größeren einstmaligen Ausdehnung seines Gebietes. Als solche müssen jene zarten, vom Haupttheile theilweise abgesprengten Bündellagen hingenommen werden, welche ungefähr 3 cm von der Sagittallinie entfernt den Muskel oben begrenzen. Ein circa 3 cm langer Muskelstreifen zieht in einer Entfernung von 3—4 cm über der Ohrmuschel leicht gebogen von vorn nach hinten. Vorn und hinten hängen seine äußerst feinen Muskelfasern mit anderen zusammen. Der Streif bleibt mit dem Haupttheile des Auricularis superior durch eine bis zu 0,6 cm breite Sehnenplatte vereinigt, in welche die Muskelbündel ausstrahlen. Die Länge der abgesprengten Muskelbündel beträgt 0,6 bis 1 cm. Nach hinten schließen sich noch zwei kleinere, 0,3 und 0,7 cm breite, vom oberen Rande abgesprengte Muskelfelder an, deren Elemente theilweise noch im Zusammenhange mit den zum Ohre ziehenden Bündeln sich befinden. Der funktionell bedeutungsvolle und kräftige Abschnitt des Auricularis superior besteht aus zum Ohre konvergirenden Bündeln, welche sich an der medialen, vorderen und äußeren Fläche der Helix anheften. Die senkrecht aus der Scheitelgegend absteigenden Fasern biegen am vorderen Rande der Helix um und verlaufen dann dicht über der Anheftung des Depressor helicis aufwärts zur lateralen Fläche der Helix. An die vorderen Bündel reihen sich die des Auricularis anterior an. Nahe der Ohrmuschel ist der Auricularis superior ca. 2,2 cm, am Scheitel hingegen ca. 5 cm breit.

Der M. auricularis ant. et superior des Gorilla ist im Gegensatze zu demjenigen des Schimpanse selbständiger und höher entfaltet; er ist in gewissen Distrikten in der Rückbildung begriffen, aber fast überall noch besser entwickelt, als wir ihn beim Menschen anzutreffen pflegen. Mit dem menschlichen Muskel zeigt er sonst große Übereinstimmung; von demjenigen des Orang ist er indessen so weit verschieden, dass direkte Anknüpfungspunkte überhaupt nicht zu finden sind (vgl. Op. cit. pag. 88). Der Auricularis ant. et superior bildet beim Gorilla gemeinsam mit dem Musc. occipitalis und M. frontalis eine fast einheitliche muskulöse Decke des Schädeldaches, welche längs der Sagittallinie, zwischen dem Auricularis superior und M. occipitalis, eine Strecke weit auch zwischen den Mm. frontalis et occipitalis durch die bewegliche bindegewebige Schädelfascie unterbrochen ist. Dieselbe beträgt in querer Ausdehnung etwa 6 cm.

Der ganze Musculus auricularis ant. et superior liegt noch einer

beweglichen derben Fascie auf. Diese geht aber nicht direkt in die Galea aponeurotica über, so dass hier verschiedene Fascien vorliegen können.

II. Tiefe, um die Lippenspalte, Nasenöffnung und auf der Wangenschleimhaut gelagerte Muskeln des Gesichtes.

Die Muskeln, welche wir in diesem Abschnitte behandeln, besitzen alleinige Beziehung zur Mund- und Nasenöffnung. Sie sind in ihrer funktionellen und morphologischen Bedeutung bei den höheren Primaten sehr verschiedenartig geworden, und wenn nicht der Nachweis geführt wäre, dass sie einstmals alle zusammengehörten (vgl. Gesichtsmuskeln der Prosimier), so könnte man bei der alleinigen Berücksichtigung »eines« höheren Primaten den Gliedern dieser Muskelgruppe leicht eine falsche Deutung geben. Die gemeinsamen genetischen Beziehungen, welche die folgenden Muskeln zu einander besitzen, veranlassten uns, sie zu einer Gruppe zusammenzufassen. Auch die selbständigst gewordenen Glieder der Gruppe leiten sich von orbiculär um die Lippenspalte verlaufenden Bündeln ab; sie bewahren entweder den Zusammenhang mit dem Orbicularis oris (M. nasalis), oder die Insertion nahe der Lippenspalte (M. maxillo-labialis — M. buccinatorius). Die ganze Muskelgruppe bildet eine tiefe, vom Platysma und vom Subcutaneus faciei bedeckte Schicht. Das ist aber kein Hindernis, dass Insertionsbündel fast aller Muskeln aus der Tiefe zur Oberfläche hervortreten können, wodurch sie sich den anderen Hautmuskeln an die Seite stellen.

Einige Muskeln dieser Gruppe befinden sich unmittelbar auf der Schleimhaut: diese Lagerung haben dieselben aber erst erworben; sie waren der Schleimhaut fremd. Die ganze Gruppe ist als frühzeitiges Differenzirungsprodukt einer Muskulatur anzusehen, aus welcher sich als oberflächliche Schicht das Gebiet des Platysma absonderte. Die natürliche Eintheilung der tiefen Gruppe in einzelne Muskeln hat nach Maßgabe der erworbenen anatomischen Selbständigkeit zu geschehen. Mit letzterer hängt selbstverständlich eine selbständigere Funktion zusammen.

Wir unterscheiden danach:

1) Musculus maxillo-labialis (M. max.-labio-nasalis) sive levator labii superioris proprius (Fig. 1—3). Dieser Muskel wird unter den Primaten bei Hapale, den Platyrrhinen und bei

Hylobates in gleicher Anordnung wie bei den Halbaffen angetroffen; er bewahrte hier durch den Ursprung vom Oberkiefer nahe der Wangenschleimhaut und durch den horizontalen Verlauf engere Beziehung zum Orbicularis oris und Buccinator. Bei anderen Primaten ist die Ursprungsportion des Maxillo-labialis am Maxillare hinaufgerückt. Der Muskel wurde durch die Umwandlung des horizontalen in einen senkrechten Verlauf zum Heber der Oberlippe. Er vermochte sich mit dem M. levator labii super. alaeque nasi und mit dem Orbito-labialis (Zygomaticus minor des Menschen) enger zu verbinden, um beim Menschen hier und da sogar mit diesen zu einem mehr einheitlichen Muskelkomplexe, dem M. quadratus labii superioris, zu verschmelzen. Beim Gorilla sind die drei genannten Muskeln noch gut von einander getrennt. Dadurch, so wie durch das übrige Verhalten des M. maxillo-labialis ist die Stellung des Gorilla unter den Primaten in Bezug auf diese Dinge genauer anzugeben.

Der Musculus maxillo-labialis entsteht mittels sehr kräftiger Bündel am Maxillare von einer schmalen, schräg gestellten, 7,5 mm langen Fläche, welche medial 0,3, lateral 0,6 cm vom Infraorbitalrande entfernt ist. Die Ursprungsfläche liegt gerade unterhalb der Nahtverbindung zwischen Maxillare und Jugale und 2,5 mm über den Foramina infraorbitalia, so dass die Nervi infraorbit. unter dem Muskel das Skelet verlassen. Die Bündel verlaufen divergirend steil zur Oberlippe, schräg vorwärts zur Nase herab. Der Muskel ist also ein labio-nasaler; er ist medial und lateral scharf berandet. Etwa ein Drittel der Bündel gelangen zum oberen und seitlichen Rande des gewulsteten Nasenflügels. Einige Bündel begeben sich um den Nasenflügel nach unten und vorn zur Grube unter der Nasenöffnung. Diese medialen Nasenbündel durchflechten sich mit dem Levator labii alaeque nasi, die lateralen mit dem von unten kommenden Musculus nasalis (Fig. 4). Die Oberlippenbündel befestigen sich als eine etwa 1,2 cm breite Platte an der derben subcutanen Fascie, lateral 0,3 und medial etwa 0,5 cm vom Lippenrande entfernt. Sie sind dadurch, dass Bündel des Orbicularis oris sie durchsetzen, um zur Oberfläche zu gelangen, in zwei Abschnitte gesondert. Der laterale besitzt eine Breite von ungefähr 0,5 cm.

Der Maxillo-labialis bedeckt, wie bei den Prosimiern und den übrigen Primaten, den M. orbicularis oris (Fig. 2) und hat nirgends Beziehungen zur Schleimhaut. Er wird von lateralen Abschnitten des Levator labii alaeque nasi bedeckt (Fig. 1) und ist von diesem

allenthalben gut trennbar, was einem ursprünglichen Verhalten entspricht. Durch tiefe aberrirende Bündel des Lev. labii et nasi ist eine Vereinigung beider angestrebt (Fig. 3), was beim Orang durchgeführt ist und auch beim Menschen beobachtet wird.

Gorilla stellt in dieser Beziehung eine Vorstufe für die Zustände jener dar. Der Maxillo-labialis des Schimpanse ist vom Levator labii alaeque nasi viel schärfer gesondert als beim Gorilla und verhält sich in so fern primitiver (Op. cit. Fig. 28 und 29). Auch auf Grund des vom Orbitalrande weiter entfernten Ursprunges verhält sich der Muskel des Schimpanse bedeutend primitiver als der des Gorilla, indessen derjenige des Orang und des Menschen sich höher entwickelt zeigen. Beim Schimpanse entstanden einige Bündel sogar noch unterhalb des Foramen infraorbitale, andere dicht am oberen Rande desselben (vgl. Op. cit. Fig. 30). Nahe der Insertion an der Oberlippe schließen die Bündel des Maxillo-labialis und des Orbito-labialis des Gorilla dicht an einander, während diese Muskeln nach oben hin scharf von einander gesondert bleiben. Diese ursprüngliche Trennung ist um so auffallender, als der Orbito-labialis von der Fascia temporalis superficialis, noch nicht vom Skelete entsteht.

2) System des Musculus orbicularis oris. In dieses System stellen wir alle diejenigen, mehr oder weniger selbständigen Muskeln, welche den kreisförmigen Verlauf oder wenigstens einen Theil desselben beibehalten haben, deren Wirkung die Stellung aller Theile der Mundspalte beeinflussen. Als selbständigere Abschnitte unterscheiden wir:

a) Musculus triangularis. Dieser Muskel kommt nur den Primaten zu: er fehlt noch den niederen Formen derselben. Wir dürfen uns in dieser Meinung nicht beirren lassen, obgleich Perregaux (O. c. pag. 10) von Musculi triangulares (sup. et infer.) bei Nagern und Carnivoren spricht. Mikroskopische Schnitte vermögen ja auf unserem Gebiete leicht zu Irrthümern zu führen, welche man bei einer präparatorischen Darstellung ohne Weiteres umgeht. Beim Hunde fehlt ein Triangularis (inferior) sicher, auch bei Beutelthieren und bei allen Prosimiern. In seinen ersten Entwicklungszuständen wird der Triangularis nur durch wenige Bündel des Orbicularis oris dargestellt, welche von der Oberlippe her unterhalb des Mundwinkels durch Theile des Platysma oder über dessen oberen Rand zur Oberfläche gelangen, um unter der Haut der Unterlippe auf dem Platysma sich zu befestigen. Der Muskel trägt den Namen »Triangularis« erst bei den höheren Primaten mit einem gewissen

Recht, bei denen er nahe dem Mundwinkel in verschiedener Weise das Platysma durchsetzt und dann unter Divergenz seiner Bündel mit breiter Basis am Unterkieferrande sich anheftet. — In der Regel gehen die Hauptbündel des Triangularis, der als Depressor anguli oris wirksam werden kann, in die am Oberkiefer befestigten Abschnitte des Orbicularis über (Pars canina s. M. caninus). Diese Kontinuität zwischen Triangularis und Caninus als Theilen des Orbicularis oris bleibt bis zum Menschen hin erhalten, bei welchem Henke im Jahre 1875 die Betheiligung des Triangularis und Caninus am Aufbaue des Orbicularis oris nachwies (Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. I. Jahrg.). Rex wies an Schnitten den Anschluss des Triangularis beim Schimpanse an den Orbicularis und die Mitbetheiligung an dem Aufbaue des letzteren nach (O. c. pag. 279). Die Zustände beim Gorilla gestalten sich folgendermaßen:

Der Musc. triangularis (Fig. 1—3) stellt den Unterlippentheil der lateralen, oberflächlichsten Schicht des Orbicularis oris dar. Er besteht aus zwei Portionen, von denen die eine lateral den ganzen Orbicularis oris abgrenzt und nach außen vom Mundwinkel die andere bedeckt. Die oberflächliche Portion kommt vom Oberkiefer her, verläuft bis zur Höhe des Mundwinkels unter dem Maxillo-labialis (Fig. 2), dem Orbito-labialis, dem Zygomaticus und dem Oberlippenbündel des Platysma (Fig. 1). Abwärts von letzterem ist die oberflächliche, laterale Triangularisportion eine Strecke weit von anderen Muskeln unbedeckt; bei einer Breite von 0,5 cm entfernt sie sich 0,9 cm lateralwärts vom Mundwinkel. Nach einem freien Verlaufe von ca. 0,7 cm nach unten zieht ein dünner Platysmastreif wieder über den Triangularis herüber. Unterhalb desselben bleibt der Muskel oberflächlich. Seine Bündel ziehen median- und abwärts und endigen, etwa 0,8 cm vom Unterkieferrande entfernt, als 0,8 cm breite Platte in einer derben subcutanen, mit dem Platysma eng vereinigten Fascie (Fig. 1). Das untere Ende der Bündel entfernt sich ungefähr 1,5 cm vom Mundwinkel. Die tiefere Portion des Triangularis breitet sich an der Unterlippe medianwärts von der ersteren aus; sie kommt wie diese vom Oberkiefer her und bildet oberhalb des Mundwinkels nur eine tiefere Lage der Pars canina des Orbicularissystemes (Fig. 3). In der Höhe des Mundwinkels lenkt in sie von der Oberlippe her ein 0,1 cm breites Bündel des Orbicularis oris ein. Dasselbe inserirt an der Oberlippe zwischen dem Maxillo-labialis an der Haut (Fig. 2). Durch dieses Bündel ist der unmittelbare Zusammenhang der Pars canina mit der

Pars orbicularis erhalten geblieben. Die tiefere Triangularisportion hängt außerdem mit anderen, zur Unterlippe ziehenden Abschnitten des Caninus innigst zusammen; sie liegt lateral vom Mundwinkel und unterhalb desselben theilweise oberflächlich (Fig. 1 und 2), wird dann 0,4 cm von diesem entfernt durch ein 0,6 cm breites Platysmabündel bedeckt (Fig. 1). Darauf gelangen die divergirenden Bündel auf die Unterlippenbündel des Platysma, verlaufen dem Lippenrande nahezu parallel, von dem sie nur 0,6 cm entfernt bleiben, und gehen dann 1,5 cm abwärts vom Mundwinkel in eine derbe subcutane Fascie über. Der laterale Rand der tiefen Triangularisportion bleibt 0,1—0,2 cm von der anderen Portion getrennt (Fig. 1).

Trotz der Anheftung an die derbe, subcutane Fascie wäre es nur dann denkbar, dass der Triangularis des Gorilla den Mundwinkel nach unten zu ziehen vermochte, wenn der Triangularis selbständig und ohne den Caninus sich zusammenziehen konnte. Durch den direkten Übergang in die Pars canina scheint seine Wirkung jedoch mit derjenigen der letzteren eine einheitliche gewesen zu sein, welche bei dem bogenförmigen Verlaufe um den Mundwinkel auf Vorwärtsbewegung des letzteren hinzielen musste.

Der Triangularis des Gorilla ist noch in keiner Beziehung zu einer größeren Selbständigkeit gelangt, sondern er stellt nur oberflächlich inserirende Bündellagen der Pars canina und der Pars orbicularis dar.

Die von Ehlers gegebene Darstellung des M. triangularis beim Gorilla weicht sehr erheblich von der unsrigen ab. Nach Ehlers treten die Fasern des Muskels bündelweise zwischen den Fasern des Subcutaneus colli und den lateralen Theilen des Quadratus menti hervor und sollen sich unter der Insertion des M. risorius an die Haut des Mundwinkels begeben (O. c. pag. 23). — Chudzinski beschreibt die Mm. triang. als kurze fleischige Muskeln, welche sich jedoch mittels Sehnen bis zum unteren Kinnrande begeben.

Von Abkömmlingen des Triangularis beim Gorilla kann in keiner Weise die Rede sein. Von einem Risorius Santorini sind nicht einmal Andeutungen vorhanden, da die lateralen Randbündel des Triangularis die Platysmafasern fast rechtwinklig schneiden. Eben so wenig kann man hier von einem Transversus menti reden, da der Muskel vom Kinne noch weit entfernt bleibt. — Ehlers bezeichnet beim Gorilla eine Schicht von Fasern als M. risorius, welche lateral vom Mundwinkel, aber tiefer als dieser in der Haut des unteren Wangentheiles entstehen. Sie heften sich unter dem

Zygomaticus an die Haut des Mundwinkels und lehnen sich abwärts an den M. triangularis an. — Chudzinski steht nicht an, einen zur Lidspalte gelangenden Theil des Platysma als Analogon des menschlichen Risorius aufzuführen (O. c. pag. 586).

Der Risorius bietet nach Perregaux bei den Primaten, weder was die Masse noch die Vertheilung des Muskels anbetrifft, etwas Bemerkenswerthes (O. c. pag. 12) dar, nach den in den »Gesichtsmuskeln der Primaten« niedergelegten Thatsachen sogar so wenig Bemerkenswerthes, dass man ihn außer beim Menschen sonst nirgends wahrzunehmen vermochte.

Nach Perregaux ließen sich beim Fuchse vielleicht noch einige Querschnitte von Bündeln als Andeutungen eines Risorius ansprechen, indessen nicht ohne Zwang. Der Muskel sei bei Raubthieren und Nagern so gut wie gar nicht vorhanden (pag. 12). Perregaux sagt an jener Stelle über den menschlichen Risorius aus, es sei durch Aeby bestimmt nachgewiesen worden, dass der Muskel sich über den Mundwinkel nicht hinaus erstrecke. Darauf sollte man sich nicht berufen, da diese Angabe wohl »bestimmt«, aber unrichtig ist. Es kann der menschliche Risorius mit oberflächlichen Bündeln am Mundwinkel sich inseriren, indessen die Hauptmuskelzüge, dem Triangularis angefügt, in den Caninus sich fortsetzen. Davon habe ich mich von Neuem überzeugen können.

Der Triangularis des Schimpanse verhält sich eben so primitiv wie der des Gorilla (vgl. Op. cit. Fig. 28 und pag. 102). Viel höher entfaltet erweist sich der Muskel des Orang durch seine mächtige Ausdehnung nach unten, median- und lateralwärts. Er schließt sich aber viel inniger den Muskeln der beiden anderen Anthropoiden als demjenigen des Menschen an, bei dem eine größere Selbständigkeit hervortritt, ein Risorius Santorini und ein Transversus menti sich oftmals hinzugesellen.

b) Der Musculus caninus stellt sowohl bei einigen Prosimiern (Propithecus) als auch bei allen Primaten den lateralen Randtheil des Orbicularissystems vor. Durch die Anheftung am Oberkiefer (unterhalb des Ursprunges des Lev. labii propr.) erhält er eine gewisse anatomische wie funktionelle Selbständigkeit. Diese Oberkieferportion ist beim Gorilla von den Oberlippenbündeln scharf geschieden, behält an der Unterlippe den innigen Zusammenhang mit dem orbicularen Fasersysteme bei. Diese Pars canina besteht aus vier Schichten, von denen die beiden oberflächlichen in den Triangularis übergehen. Die oberflächliche ist nahezu 0,4 cm breit

und setzt sich ganz in den Triangularis fort (Fig. 2 und 3), die nächst tiefere ist 0,55 cm breit. Von ihr löst sich nur ein 0,2 cm breiter oberflächlicher Theil als tiefe, mediale Schicht des Triangularis los. Ein laterales, gleich breites Faserbündel endigt in der Höhe des Mundwinkels auf einer tiefen Platysmalage (Fig. 3). Mediale, vom Triangularisantheile bedeckte Muskellagen bilden eine dritte Schicht; sie sind vom Oberkiefer aus zur Unterlippe in 0,35 cm breiter Lage zu verfolgen (Fig. 3). Hier hängen sie mit den orbiculären Fasersystemen zusammen. Mit diesen gemeinsam verlaufen sie parallel der Lippenspalte und endigen ca. 1,6 cm vom Mundwinkel in der auch dem Platysma zur Anheftung dienenden Fascie (Fig. 3). Sie setzen sich bis zur Mittellinie fort, in der eine Verflechtung weniger Bündel erfolgt. Eine tiefere, vierte Caninuslage wird von denjenigen Oberlippenbündeln gebildet, welche den Levator labii super. proprius durchsetzen, und deren eine Lage in den Triangularis sich fortsetzte. Diese Oberlippenbündel fassen eine Caninusschicht zwischen sich und erläutern so die hier und an der Unterlippe erhaltene Zusammengehörigkeit der Pars orbicularis und der Pars canina.

In der Fortsetzung der am Maxillare befestigten Bündel des Caninus und etwa 3 mm von diesen entfernt erscheint eine median- und aufwärts ziehende, sehr zarte Muskelplatte. Sie ist vom Levator labii sup. proprius und von der tiefen Portion des Levator labii alaeque nasi bedeckt. Sie befindet sich unmittelbar auf dem Periost, streicht über das Nasale bis an den lateralen Rand des Procerus nasi und reicht bis an den medialen Theil des Margo infraorbitalis, von welchem aus die Platte etwa 0,3 cm abwärts sich erstreckt. Sie ist als ein oberer, abgespaltener Caninustheil zu deuten, als ein Überbleibsel einer früheren, weiter aufwärts reichenden Ausdehnung des Caninus. Dieser Muskelplatte kommt keine funktionelle Bedeutung mehr zu, da sie an einem und demselben Knochen entspringt und inserirt. Gleiche Muskelabschnitte sind beim Menschen beobachtet (M. rhomboides SANTORINI's; vgl. Op. cit. pag. 107).

Der Caninus und Triangularis äußern im Vorwärtsdrängen des Mundwinkels eine gemeinsame Wirkung. Eine Nebenwirkung des kräftigen Caninus besteht indessen im Heben von Unterlippentheilen und des Mundwinkels.

In Bezug auf die Selbständigkeit der Pars canina-triangularis steht Schimpanse, bei welchem Caninus und Orbicularis ganz einheitlich sich erwiesen (Op. cit. Fig. 29 und 30), am tiefsten. Go-

rilla nimmt durch die Spaltung beider Muskelabschnitte in der Oberkieferregion eine höhere Stufe ein und erinnert lebhaft an die beim Menschen sich findenden Zustände. Beim Orang hatten sich eigenartige Differenzirungen eingestellt, welche den Caninus als ein recht selbständiges Gebilde hervortreten, ihn an der Unterlippe aber dennoch im Zusammenhange mit der Pars orbicularis verharren ließen (Op. cit. Fig. 26).

Ehlers fand den Ursprung des Musc. caninus beim Gorilla an dem medialen oberen Theile der Fossa maxill., die Insertion am äußeren Theile der Oberlippe zwischen den Fasern des M. sphincter oris (O. c. pag. 24). Über die Beziehungen des Caninus zu anderen Gebilden äußert sich Ehlers nicht.

c) Pars orbicularis — Pars bucco-labialis. Wir werden hier zwei Abschnitte des Orbicularissystemes gemeinsam behandeln, da dieselben sich in engster genetischer Beziehung zu einander befinden. Es handelt sich in erster Linie um orbiculäre Muskelfaserlagen, welche von der Oberlippe um den Mundwinkel zur Unterlippe gelangen. Diese sind indifferent gebliebene Theile eines Orbicularis oris, wie wir ihn z. B. bei den Prosimiern finden. Sie sind. dem Lippenrande genähert, stärker gebogen, als die Fasern des Caninus-Triangularis, welche dem Abschnitte eines größeren Bogens zugehören. In zweiter Linie handelt es sich um Muskellagen, welche ihren orbiculären Verlauf dadurch aufgaben, dass sie von der Ober- oder Unterlippe aus zur Wange aberrirten. Streng genommen dürfte man diese bucco-labialen Lagen dem Orbicularis oris nicht mehr hinzurechnen; aber der Umstand, dass sie sich zwischen den indifferenten orbiculären befinden, noch nicht von diesen scharf getrennt, noch nicht hinlänglich selbständig sind, bestimmte mich, sie dem Orbicularissysteme unterzuordnen. Wir finden hier ähnliche Schwierigkeiten, wie beim Orbicularis oculi, die uns lehren, dass die vorhandenen anatomischen Begriffe nicht immer hinreichen, um auch vergleichend anatomischen Verhältnissen gerecht zu werden. Dies trifft zu, wenn es sich darum handelt, Muskelabschnitte unterzubringen, welche früher einmal zum Orbicularis oris gehörten, nun aber nicht mehr Theile eines orbiculären Muskels sind. Wenn wir solche Abschnitte als eine Pars bucco-labialis aufführen, so glauben wir den Verhältnissen am besten gerecht zu werden.

Die Pars orbicularis und die Pars bucco-labialis sind an der Unterlippe im engsten Zusammenhange mit dem Caninus geblieben. Mit den Bündeln der Oberlippe ist die genetische Einheitlichkeit

durch die erwähnte, zwischen den Maxillo-labialis hervorbrechende Lage deutlich erkennbar. Nach der Entfernung aller Schichten des Caninus treten eine große Reihe von seitwärts aberrirenden Bündellagen des Orbicularis oris zum Vorscheine, welche auf der Wange dem als M. buccinatorius zu deutenden Gebilde sich hinzugesellen (Fig. 4) und einen bucco-labialen Muskelabschnitt konstituiren. Die tieferen Orbicularisschichten geben dabei allmählich ihren orbiculären Verlauf vollkommen auf und wandeln sich in längs von Ober- oder Unterlippe zur Wangenschleimhaut sich fortsetzende Lagen um. — Bündel, welche von der Unterlippe aus um den Mundwinkel zum Oberkiefer sich begeben, mögen, wenn sie sich zum Jug. alveolare der Dentes incisivi begeben, als Musc. incisivus labii superioris aufgeführt werden. Eine Selbständigkeit ist diesem jedoch nicht zuzugestehen.

Die ganze Oberlippe ist von der Lippenspalte an bis zur Umschlagsstelle der Schleimhaut auf den Oberkiefer von parallelen, derben Muskelbündeln des Orbicularis oris bedeckt (Fig. 3). Wir unterscheiden hier oberflächlichere und tiefe Lagen. Die der Schleimhaut unmittelbar aufgelagerte tiefste Lage ist in der Nähe der Mundspalte mächtig, 0,4 cm hoch; sie begiebt sich gemeinsam mit einem 0,1 cm breiten, oberen, abgesprengten Bündel (Fig. 5) zur Wange. Diese Bündellagen begeben sich nicht mehr um den Mundwinkel zur Unterlippe; sie sind als Theile des primitiven Buccinator zu betrachten (siehe weiter unten).

Die oberflächlichen Lagen an der Oberlippe inseriren zwischen Lippenspalte und der Insertionslinie des Levator labii sup. proprius und auch medial davon an der subcutanen Fascie. Die Fasern reichen bis zur Medianlinie und über diese hinaus: sie gehen eine Durchkreuzung mit den andersseitigen ein; sie sind aufwärts bis dicht unter die Nasenöffnung hin zu verfolgen (vgl. Fig. 2 und 3). Die oberen (proximalen) Randbündel der Oberlippe befestigen sich nahe der Schleimhaut am Maxillare, an den Juga alveolaria der Schneidezähne. Hier entspringt auch der aufwärts ziehende Musculus nasalis (Fig. 4). Ein Übergang der Elemente des Orbicularis und Nasalis ist nicht vorhanden.

Nach der Entfernung des Caninus sieht man in oberflächlichster Lage ein 0,1 cm breites Bündel (Fig. 4 *l*), welches horizontal rückwärts verläuft und 1,2 cm lateral vom Mundwinkel auf tieferen Lagen endigt. Es hat seinen orbicularen Verlauf aufgegeben.

Andere Oberlippenbündel des Orbicularis oris verlaufen um den Mundwinkel, von diesem 2 mm entfernt, zur Unterlippe und ver-

einigen sich auf das innigste mit dem Caninus (Fig. 3 *2*); sie endigen an der subcutanen Fascie. Tiefere Bündellagen dieser Muskelzone erkennt man bei der Verfolgung von der Unterlippe aus, wo sie an der Haut befestigt sind, als solche, welche lateral vom Mundwinkel nach oben und hinten zur Wange aberriren (Fig. 4 *3*). Sie spalten sich in drei Portionen, von denen die zwei vorderen zum Maxillare nahe der Umschlagsstelle der Schleimhaut sich begeben. Die Bündel dieser zwei Portionen, getrennt durch einen 1 mm breiten, von der Oberlippe kommenden Faserzug (Fig. 4 *4*), lehnen sich allmählich durch Erreichung eines gleichen Verlaufes einer tieferen Lage an. Die laterale Portion der Schicht (*3*) begiebt sich 0,8 cm lateral vom Mundwinkel zwischen tiefe Bündel der Wange.

Es folgt ein tiefer liegendes Bündel (Fig. 4 *5*), welches 1 mm breit und 3,5 mm oberhalb des Mundwinkels von der Oberlippe herkommt. Unter diesem breitet sich eine aus kräftigen Elementen aufgebaute Muskelschicht aus (Fig. 4 *6*), welche mit 1,9 cm breiter Basis am Oberkiefer nahe der Schleimhaut entsteht und die konvergirenden Bündel gegen den Mundwinkel entsendet. Eine solche Muskellage mag Ehlers gesehen und sie als M. incisivus labii superioris beschrieben haben (O. c. pag. 26). Der untere Rand dieser Schicht (*6*) liegt hart über dem Ductus Stenonianus, das vordere Randbündel steigt vom Mundwinkel aufwärts und ein wenig nach hinten. In großer Ausdehnung des Verlaufes sind die Bündel mit denen einer tieferen Schicht innigst vereinigt. Sie sind umgewandelte Oberlippenelemente, welche auf die Unterlippe nicht fortgesetzt sind.

Tiefer als die letztgenannte Schicht (*6*) erscheint eine mit erhaltener cirkulärer Ausdehnung (Fig. 4 *7*). Sie ist 0,2 cm breit, an der Oberlippe ca. 0,5 cm, an der Unterlippe ca. 0,7 cm von der Lippenspalte entfernt; sie erreicht oben und unten die Medianlinie und entsendet Bündel zur anderen Seite. Verfolgt man die unteren Bündel der Unterlippenportion nach hinten, so sieht man dieselben gerade nach hinten zur Wangenschleimhaut ziehen, wo sie unterhalb des Ductus Stenonianus endigen (Fig. 4). Diese Fasern sind wiederum nach hinten aberrirte Oberlippenfasern des Orbicularis oris, bucco-labial gewordene.

Tiefer als diese Schicht befindet sich eine mächtige Muskellage, welche auf der Fig. 5 nach der Entfernung aller auf Fig. 4 sichtbaren Muskeln dargestellt wurde (*9*). Sie hat sich ihre Beziehung zur Unterlippe erhalten, welche sie am Mundwinkel 0,5 cm von der Mund-

spalte aus abwärts bedeckt. Weiter nach vorn breitet sich die Schicht über die ganze Unterlippe aus und reicht bis an die oberen Fasern des Mentalis. In der Medianlinie kreuzen die beiderseitigen Bündel einander. Die ganze Muskelschicht *9*) hat ihren orbiculären Verlauf eingebüßt: sie gelangt gestreckten Verlaufes rückwärts und ein wenig nach oben zur Wange, wo sie sich den Bündeln des Buccinator auflagern und nach oben hin allmählich mit diesen inniglich verschmelzen. Sie ist ebenfalls eine bucco-labiale Schicht. Von ihr lagert über dem Ductus Stenonianus eine 0,5 cm breite, oben scharf begrenzte und unter diesem eine 0,2 cm breite Bündellage. Die Anheftung erfolgt gemeinsam mit dem Buccinator am Maxillare dicht über der Umschlagsstelle der Schleimhaut. Diese Muskelschicht übte ihre Wirkung auf die Unterlippe und Theile der Wange aus. Erstere musste bei einseitiger Wirkung seitwärts verschoben, bei doppelseitiger Muskelkontraktion gegen die Zahnreihe fest angepresst werden.

Es wird als überflüssig gelten müssen, die Wirkung einer jeden einzelnen kleinen aberrirten, genau vorgeführten Orbicularispartie eingehend zu besprechen, da wir nicht wissen, ob auch eine jede einzelne selbständig, unabhängig von einer anderen, leistungsfähig war, und da die Wirkung außerdem aus dem Verlaufe leicht abzuleiten ist. Bedeutungsvoll sind einige der mächtigen Lagen, welche wie die Lage *9* und wie die orbiculär verlaufenden Züge auch bei gemeinsamer Kontraktion aller Orbicularistheile eine gewisse Präponderanz besitzen. Darin stimmen alle seitlich zur Wangengegend aberrirten Orbicularistheile überein, dass sie durch die innige Verschmelzung mit dem Buccinator eine bestimmte Einstellung des Mundwinkels und der Lippen besser erzielen konnten, als dies bei den Prosimiern und niederen Primaten der Fall ist, wo nur ein System von orbiculären Fasern um die Mundspalte und von Längsbündeln auf der Wangenschleimhaut besteht. Die höhst komplicirte Anordnung des Orbicularissystemes seitlich vom Mundwinkel ist beim Gorilla nothwendig mit einer größeren Mannigfaltigkeit der Bewegungen verknüpft, welche am lebenden Thiere zu beobachten wären.

Vermöge der äußerst sorgfältig vorgenommenen Präparation war es mir möglich, genau den Antheil zu bestimmen, welchen der Orbicularis oris am Aufbaue der auf der Wangenschleimhaut gelagerten Muskulatur übernimmt. Auch bei den anderen zwei von mir untersuchten anthropoiden Affen wurden Ablagerungen tieferer Orbicularisschichten auf den primären Musc. buccinatorius nachgewiesen.

Beim Orang waren dieselben äußerst spärlich (Op. cit. Fig. 27). Sie bestanden nur in einer von der Oberlippe kommenden und seitlich vom Mundwinkel auf dem Buccinator endigenden Schicht. Beim Schimpanse (Op. cit. Fig. 32 u. 33) waren mehrere Aberrationslagen beobachtet, von denen eine oberflächliche von der Unterlippe aus auf- und rückwärts bis zum Maxillare nahe der Schleimhaut-Umschlagsstelle sich festsetzte und den Bündeln des Buccinator sich inniger anlehnte (Fig. 32). Diese Lage entspricht etwa einer Schicht *3* des Gorilla. Außerdem fanden sich aber beim Schimpanse tiefere Oberlippenschichten, welche zwischen und unter den Buccinator sich begaben und etwa der Schicht *10* des Gorilla entsprechen mögen. Wenn nun hier und da auch Anklänge der Einrichtungen des Gorilla an die des Schimpanse bestehen, so erweist sich der Orbicularis oris des Gorilla doch um ein sehr bedeutendes Stück komplicirter gebaut als der des Schimpanse. Die Differenzen sind zu groß, als dass eine strenge Homologisirung der aberrirten Muskelbündel möglich wäre. Orang steht in Bezug auf diese Zustände um sehr viel niedriger als Schimpanse und Gorilla. Die bestehenden großen Differenzen bestätigen von Neuem die Ansicht, dass die drei Anthropoiden einen sehr selbständigen Entwicklungsgang einschlugen, und dass die Ausbildung bucco-labialer Muskelpartien erst nach der Abtrennung der Anthropoiden von einander sich einleitete. Eine nähere verwandtschaftliche Beziehung zwischen Gorilla und Schimpanse als zwischen einem dieser beiden und Orang giebt sich indessen auch in dem Verhalten jenes kleinen Muskeldistriktes zu erkennen.

Über das genaueste Verhalten des menschlichen Orbicularissystemes habe ich keine Untersuchungen angestellt; doch habe ich in den »Gesichtsmuskeln der Primaten« bereits darauf hinweisen können, dass der Muskel gleiche Bestandtheile und im Wesentlichen eine gleiche Anordnung besitze, wie andere Primaten. Aus den vergleichend-anatomischen Untersuchungen ging hervor, dass der Orbicularis oris der Primaten ein selbständiger Muskel ist, der Caninus und Triangularis Theile desselben sind. Das wurde bereits im Aufsatze über die Gesichtsmuskeln der Prosimier (1885) betont. Dass der Orbicularis oris mit dem Buccinator engere Beziehungen eingeht, ist für höhere Primaten sichergestellt; wie weit die Muskelvereinigung beim Menschen sich ausbildete, ist unbekannt. Sollte dieselbe aber auch so weit gediehen sein, dass die Grenze zwischen Buccinator und Orbicularis oris nicht mehr anzugeben ist, so fällt damit doch nicht die ursprüngliche selbständige Natur Beider fort. Nach der

Verwachsung hätten wir es dann mit einem Buccinator-Orbicularis, einem zusammengesetzten Musc. bucco-labialis zu thun. Wir stimmen nicht mit Rex überein, welcher es als ein Verdienst von Aeby bezeichnet, den Orbicularis oris »vollständig seiner Selbständigkeit entkleidet zu haben, indem er seine Abkunft vom Buccinatorius und von den beiden Triangulares bestätigte« Op. cit. pag. 276. Diese Auffassung Aeby's ist weder dem Thatbestande bei den Prosimiern noch bei den Primaten konform. Man darf mit einem viel größeren Rechte dem Caninus und Triangularis und den bucco-labialen Bündeln als differenzirten Abschnitten des Orbicularis oris jedwede Selbständigkeit absprechen. Rex bleibt der Aeby'schen Auffassung treu, gestützt auf die an mikroskopischen Schnitten sich darstellenden Thatsachen. Der Autor beschreibt nach gegen den Mundwinkel ausgeführten Radiärschnitten das Verhalten der Triangulares (Triang. und Caninus) des Schimpanse; er beschreibt den Anschluss des Triangularis an den Orbicularis oris und den unmittelbaren Übergang des Caninus in den Orbicularis. Diese Thatsachen stimmen mit meinen Beobachtungen überein, aber sie sind keine Unterstützung für Aeby's Auffassung.

Mit dem Orbicularis oris hängt ursprünglich der Musculus nasalis aufs innigste zusammen. Derselbe ist beim Gorilla abgetrennt und ganz selbständig geworden. Wir wollen ihn nach der Vorführung des M. buccinatorius schildern. Dieser ist, wie die Untersuchungen über die Prosimier und die niederen Primaten sich ergaben, ein frühzeitig abgespaltener, tiefer Theil des Orbicularis oris, welcher rasch selbständig sich gestaltete und dann von der Schleimhaut der Wange zu den Lippen gelangte. Bei den platyrrhinen Affen kam es am Buccinator zu mehrfachen Schichtenbildungen, die eine Komplikation des Muskels mit sich führten, diesen aber immer noch vom Orbicularis oris gut abgegrenzt erscheinen ließen. Bei Catarrhinen gesellten sich in verschiedenem Maße und in ganz sekundärer Weise tiefe Bündellagen des Orbicularis oris dem Buccinator hinzu, wodurch beide Muskel von Neuem in innigster Vereinigung aufzutreten vermochten. Dies ist nun auch beim Gorilla der Fall. Die vielen vorgeführten aberrirten, der Ausdehnung nach »bucco-labial« zu heißenden Orbicularislagen sind dem tieferen Muskel der Wange und Lippen so innig verschmolzen und gewinnen mit diesem so viel Ähnliches, dass es schwer ist, bei den hier und dort eng zusammenhängenden Theilen beider Muskeln diejenigen Charaktere scharf zu kennzeichnen, welche für die Natur entweder eines Buccinator

oder eines Orbicularisabschnittes sprechen. Es treten eben Muskellagen auf, welche man mit einem gewissen Rechte als aberrirte Portionen entweder des Buccinator oder des Orbicularis oris deuten kann.

Nach meiner Überzeugung entsprechen nur die beiden tiefsten, auf der Schleimhaut lagernden Schichten des Gorilla einem primitiven Buccinator der Prosimier und niederer Primaten. Sie lagern auf Wange und Lippe, sind also bucco-labiale Gebilde, eben so wie die geschilderten Aberrationstheile des Orbicularissystemes. Wenn man nun die different gewordenen Theile des Orbicularissystemes und den Buccinator wegen ihres Verlaufes über Lippe und Wange und wegen ihres engen Zusammenhanges als einen Musculus bucco-labialis zusammenfassen will, so muss man doch auch Werth auf die Zusammensetzung desselben aus zwei ungleichwerthigen Abschnitten legen. Wir halten es für zweckmäßig, das eigentliche Wesen, die Herkunft der einzelnen Glieder der Gesichtsmuskeln recht zu beleuchten, und behandeln daher den Musculus buccinatorius, wie es seine Genese erheischt, für sich.

3) Musculus buccinatorius (Fig. 5). Eine oberflächliche, breite und kräftige Muskellage entsteht nahe der Schleimhaut vom Jugum alveolare des ersten prämolaren Oberkieferzahnes; die Ursprungsbündel dehnen sich von hier aus am Oberkiefer nach hinten hin aus. Sie erreichen das Ligamentum pterygo-maxillare, von dem aus sie auch auf den Unterkiefer übergreifen. Die vorn am Oberkiefer entstehenden Bündel verlaufen steil herab, befestigen sich am Mundwinkel und gelangen eine Strecke weit zur Unterlippe. Die weiter hinten folgenden, kräftigeren Ursprungsbündel, durchsetzt vom Ductus Stenonianus, verschmelzen dem Oberkiefer zu mit der bucco-labialen Schicht *9* des Orbicularissystemes, verlaufen aber unten steiler herab als die Bündel der letzteren, um über die Wange bis zum Unterkiefer zu gelangen. Hier befestigen sie sich nahe der Schleimhaut am Jug. alveol. des ersten Prämolarzahnes und weiter nach hinten zu in einer Ausdehnung von 1,8 cm. Die unteren Randbündel entstehen am Unterkiefer und gelangen zu demselben.

Ehlers beschreibt als M. incisivus labii inferioris eine Muskelschicht beim Gorilla, von der ich nichts habe wahrnehmen können. Er bildet dieselbe auch ab. Sie entsteht nach Ehlers an der äußeren Fläche des horizontalen Astes des Unterkiefers, verläuft über dem M. buccinatorius gegen den Mundwinkel unter den äußeren Rand des M. sphincter oris und vereinigt sich mit den Fasern des letzteren und des Buccinator (O. c. pag. 26 Taf. I Fig. 2).

Die Wirkung der hauptsächlichsten Lagen des Buccinator kann nur in der Anspannung der Wangenschleimhaut, diejenige der vorderen Oberkieferbündel aber auch in dem Heben des Mundwinkels bestanden haben. Zwischen oberflächlicher Buccinatorschicht und Orbicularislage *9* ist ein dreieckiges, von Muskulatur nicht bedecktes Schleimhautfeld sichtbar (Fig. 5).

Eine tiefere, kräftige Buccinatorlage befindet sich auf der Oberlippe: sie grenzt hier 0,4 cm breit, an die Lippenspalte. Sie bildet mit Orbicularistheilen die sogenannte Randleiste der Lippe, deren Bündel innig denen des Orbicularis oris sich anlehnen. Es ist für mich nicht gut denkbar, dass die fest an einander geschmiegten Bündel des Orbicularis oris und des Buccinator auf Querschnitten sich werden unterscheiden lassen. Dennoch kamen Perregaux und Rex zu dem Resultate, dass die Randleiste allein aus Buccinatorfasern bestehe, und dass bei allen von ihnen untersuchten Thieren dieselben Verhältnisse vorwalten, welche Aeby beim Menschen beschrieben habe (Rex. O. c. pag. 279). Da ich gleiche Thiere untersuchte, bei allen aber die größten Abweichungen von einander nachwies, so führe ich die mit den hier festgestellten Thatsachen nicht übereinstimmenden Schlussfolgerungen auf die unzweckmäßige Untersuchungsmethode zurück, deren Perregaux und Rex sich bedienten. Ich hob bereits in den »Gesichtsmuskeln der Primaten« hervor, dass in der Lösung bestimmter Fragen die mikroskopischen Untersuchungen die erste Rolle nicht führen können. Die tiefe Buccinatorlage reicht mit einem kleinen, abgesprengten Bündel nach vorn bis zur Medianlinie, rückwärts begiebt sie sich unter die oberflächliche Lage. In der Gegend des Ductus parotideus lenken die Fasern in den Verlauf der oberflächlicheren Schicht ein und bilden mit dieser ein Kontinuum. Die tiefe Lage zeichnet sich an der Wange durch ihre Mächtigkeit aus: sie ist etwa 1 mm dick.

Der Buccinator der drei Anthropoiden ist ganz verschiedenartig aufgebaut. Eine Vergleichung seiner Abschnitte ist nicht streng durchzuführen. Der Buccinator ist einer derjenigen Gesichtsmuskeln, welcher bei den Primaten noch einer hochgradigen Umbildung zu unterliegen scheint, und bei welchem etwas Einheitliches, Typisches, noch nicht zum Abschluss kam, eben so wenig, wie die Tendenz der Verschmelzung des Buccinator mit aberrirenden Portionen des Orbicularissystemes etwas Übereinstimmendes ins Leben gerufen hat. In allen bisher gekannten Thatsachen sind nur vielfache Versuche zu erkennen, etwas Neues und Vollkommeneres am Lippen-Wangen-

muskel der Primaten zu schaffen. Daher auch die Verschiedenheiten bei den einzelnen Formen.

Diese Anschauungen, welche sich auf eine große Anzahl genauer Beobachtungen berufen, stimmen mit den von Perregaux und Rex entwickelten nicht überein. Nach Perregaux »bietet der Buccinator bei den Primaten in seinem Verlaufe keine großen Abweichungen vom menschlichen Typus dar« (O. c. pag. 7). Nur auf Grund einer nicht ausreichenden Untersuchungsmethode konnte Rex zu dem Ergebnisse gelangen, dass der Übergang des Buccinator in den Orbicularis beim Schimpanse und Orang fast völlig gleich wie beim Menschen sich vollziehe. Wohin wir auch blicken mögen, überall bemerken wir Verschiedenheiten, die theilweise sehr bedeutsam sind. — Es muss hier nochmals darauf hingewiesen werden, dass wir den feineren Bau des menschlichen Buccinator noch nicht kennen. Wir wissen nicht, welchen Antheil an dem sogenannten menschlichen Muskel der primitive Primaten-Buccinator und abgesprengte Theile des Orbicularis oris nehmen.

Die Angaben von Ehlers über den M. sphincter oris und den Musc. buccinat. des Gorilla sind ganz unzureichende; denn wir erfahren nur, dass die Anordnung dieser Gebilde im Allgemeinen derjenigen beim Menschen entspreche (O. c. pag. 25).

In der Beschreibung, welche Perregaux und Rex von dem Verlaufe der in die Lippen eingelagerten Fasermassen geben, finden sich willkommene Beiträge zur Kenntnis der Endigungsweise der Lippenmuskeln des Schimpanse und Orang. Zunächst dem freien Lippenrande fand Rex durchgehende Faserbündel, welche weder mit der Haut noch mit der Schleimhaut in Verbindung treten. Dieselben gehören der Randleiste an. — Um irrigen Anschauungen über diese Randbündel vorzubeugen, sei erwähnt, dass man sich dieselben aus einer innigen Verbindung eines paarigen Muskels vorzustellen habe. — Entfernt vom freien Lippenrande sah Rex an Horizontalschnitten den Übergang von Muskelbündeln in die Haut und in die Schleimhaut. Diese Schleimhautbündel fehlen dem Menschen (Aeby) und werden für die Primaten von Perregaux (O. c. pag. 13) überhaupt in Abrede gestellt. Die beim Schimpanse und Orang stattlichen Schleimhautinsertionen überschreiten nach Rex an der Unterlippe die Medianlinie und kreuzen einander. Die Kreuzung ist beim Orang gut entwickelt. Weiter vom freien Lippenrande entfernt gehen die Lippenbündel zur Haut, an der die Insertionen zwischen den Quadrati gefunden werden. Nach Rex soll der größere

Theil der Lippenbündel dabei die Mittellinie überschreitend zur Haut der anderen Seite gelangen. Darüber mag nur die mikroskopische Untersuchung genaueste Angaben zu bringen. Wie die Kreuzung der Bündel beim Gorilla sich verhalte, habe ich nicht untersucht. Perregaux bezeichnete die Kreuzung in der Medianlinie als »Hauptkreuzung«, diejenige der übertretenden und der auf derselben Lippenseite verbleibenden Bündel als »Nebenkreuzung« (vgl. Rex pag. 281). In der Unterlippe des Schimpanse unterliegt der mächtige Lippenmuskel einer Art Durchflechtung. In der Durchkreuzung der Lippenbündel in der Medianlinie, welche auf mikroskopischem Wege für Anthropoide und den Menschen nachgewiesen ist, spricht sich eine Vervollkommnung der Gesichtsmuskeln aus. Bei Prosimiern fehlt die Kreuzung an der Oberlippe noch vollständig und ist an der Unterlippe nur zierlich. Rex wies dies für Stenops nach (O. c. pag. 282). Ein fast gleiches Verhalten finde ich bei Tarsius spectrum und bei Lemur melanocephalus, deren Lippen ich in Schnittserien zerlegte. Die Oberlippe der Halbaffen ist derjenigen der Primaten in so fern nicht gleich, als noch eine Scheidung in zwei Hälften vorhanden ist und eine eigentliche freie Lippe in der Mittellinie noch gar nicht existirt. Diesem äußeren Verhalten entsprechend ist auch der Orbicularis oris noch paarig. Darauf begründet sich denn auch die Annahme, dass in der Orbiculariskreuzung eine weitere Ausbildung vorliegt, die mit derjenigen der Lippen zusammenfällt.

Im Jahre 1868 wurde von Klein (Sitzungsberichte der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften. Math.-naturw. Klasse. Bd. LVIII erste Abth. Wien 1868 pag. 582 Taf. I) in den Mundlippen des neugeborenen Kindes ein aus quergestreiften Fasern aufgebauter Muskel beschrieben, welcher von der Haut zur Schleimhaut gehend die Lippe senkrecht durchsetzt. Es ist dies der Musc. rectus (Aeby) sive compressor labii (Klein). Derselbe wurde an mikroskopischen Schnitten von anderen Autoren, neuerdings von Perregaux wieder aufgefunden, von Rex auch bei den Anthropoiden beschrieben. Bei diesen ist der Rectus labii kräftig entwickelt; er besteht hier aus stark geschlängelten Bündeln, welche Haut und Schleimhaut verknüpfend den Orbicularis durchsetzen. Die zur Haut ziehenden Bündelenden zerfallen pinselförmig in Fasern, welche am Grunde der tief ins Gefüge der Lippe hineinragenden Haarbälge und deren Drüsen sich kreuzen, um sodann divergirend zur Haut zu streben (Rex pag. 283). Ich habe die Lippen des Gorilla auf einen Rectus labii nicht untersucht. An der Existenz dieses Muskels kann indessen

wohl nicht gezweifelt werden, da ein Rückschluss von den bei den anderen Anthropoiden und beim Menschen gefundenen diesbezüglichen Thatsachen auf den Gorilla nicht unerlaubt ist. Der Rectus labii ist als das einzige Fasersystem bezeichnet worden, welches als Binnenmuskel der Lippe dem Orbicularis ureigen sei (vgl. Rex pag. 276). Gegen diese Meinung lässt sich gar Manches geltend machen.

a) Wenn wir den M. rectus labii als ein selbständiges Fasersystem anerkennen, so können wir dasselbe zum System des Orbicularis gehörig nicht aufführen. Dagegen spricht der Verlauf des Muskels. Sollte der Rectus labii aus dem Orbicularis oris auch abgeleitet werden können, so wäre er dennoch nach der ihm vindicirten Selbständigkeit kein Theil des Orbicularis mehr, sondern zu einem Sprössling desselben geworden.

b) Es wird dem M. rectus labii als Binnenmuskel der Lippe etwas Ureigenes zuerkannt. Nach unserer Meinung aber darf man weder die Lippe selbst, welche noch innerhalb der Säugethiere sehr verschiedene Grade der Ausbildung aufweist und innerhalb dieser Wirbelthierabtheilung überhaupt erst erworben wurde, noch irgend einen Lippenmuskel als etwas Ureigenes bezeichnen. Mit der Entwicklung der Lippe gelangten auch Muskeln in sie hinein. Diese müssen also irgend woher abstammen. So steht's mit dem Orbicularis oris, so steht's mit dem Rectus labii. Es ist noch eine offene Frage, woher der Letztere stammt. Da sind drei Möglichkeiten vorhanden: entweder er stammt vom Systeme des Orbicularis oris oder vom Systeme des Platysma her, oder aber er hat sich früher als diese beiden Systeme in der Lippe etablirt. Sollte Letzteres der Fall sein, so werden wir so leicht keine Aufklärung über seine Herkunft erhalten.

c) Es scheint mir nicht unmöglich zu sein, den Nachweis zu führen, dass der Rectus labii an der Unterlippe des Schimpanse vom Quadratus labii inferioris abstamme. Ich berufe mich auf die Fig. 1 (Taf. XVII) des Aufsatzes von Rex. Sie stellt einen Sagittalschnitt der Unterlippe des Schimpanse, seitlich von der Medianebene, dar. Man trifft in der ganzen Ausdehnung des Schnittes den Quadratus labii inf. längs durchschnitten an: von seinen Bündeln gehen in der Nähe des freien Lippenrandes Muskelbündel rechtwinklig ab, welche die quer durchschnittenen Bündel des Orbicularis oris durchsetzen und pinselförmig aufgelöst die Schleimhaut erreichen (vgl. auch Perregaux pag. 13). Neben diesen Schleimhautbündeln des Quadratus werden nun noch derartige Bündel von Rex beschrieben, welche

nicht vom Quadratus sich loslösen, sondern von der Cutis herkommen, um, mit den Bündeln des Quadratus des öftern vergesellschaftet, zur Schleimhaut zu gelangen. Die Haarbälge und deren Drüsen werden von den Rectusbündeln förmlich umsponnen. Perregaux sagt über die Beziehungen des Rectus und Quadratus labii Folgendes aus: »Die auf Sagittalschnitten beschriebene Kreuzung und Verflechtung der Rectus- und Quadratusfasern ist beim Affen noch viel reichlicher vorhanden, und mit dem besten Willen konnte ich manchmal auf solchen Schnitten nicht entscheiden, ob eine sagittal verlaufende Faser dem einen oder dem anderen Muskel angehöre« (O. c. pag. 16). Diese Beschreibung und diejenige von Rex, so wie dessen Abbildung geben der Vermuthung Raum, dass die geraden Lippenbündel gerade wegen ihrer engen Vergesellschaftung mit dem Quadratus labii inferioris in diesem Muskel auch ihren Mutterboden haben. Das ist ja vorläufig nicht bewiesen, aber man darf an diese Deutung der Thatsachen wenigstens denken, da es uns zusteht, Thatsachen mit gleichem Rechte, wie andere Autoren es besitzen, auszulegen. Die Frage wird sich wohl leicht lösen lassen. Man kann sich vorläufig die Entstehung des Rectus labii folgendermaßen vorstellen. Die oberflächlichen Lippenmuskeln (Zygomaticus, Maxillolabialis an der Oberlippe, Platysma an der Unterlippe) inserirten sich ursprünglich nur an der Haut. Späterhin entsandten sie nicht nur ganze Bündellagen zwischen den Orbicularis oris in die Tiefe, sondern durchsetzten auch in feineren Zügen die dem freien Lippenrande genäherten Orbicularistheile, welche, senkrecht die Lippe durchziehend, eine Kontinuitätstrennung von ihrem Mutterboden hier und da erfuhren, um dann als frei durch die Lippe ziehende Muskelbündel im Anschlusse an die Bündel des Quadratus etc. sich zu zeigen, gerade so wie es Rex beschrieb.

4) Musculus nasalis (Fig. 4). Dieser Muskel ist ganz abgesondert von anderen. Er entspringt selbständig vom Oberkiefer an den Juga alveolaria der zwei Schneidezähne. Seine Fasern steigen senkrecht empor: die medialen, welche bis zur Mittellinie reichen, sind zart und gelangen zur subcutanen Fascie in der grubenförmigen Vertiefung unter der Nasenöffnung. Die lateralen Bündel sind kräftiger entwickelt und befestigen sich an der unteren und lateralen Fläche des knorpeligen gewulsteten Nasenflügels. — Ehlers schildert den M. nasalis beim Gorilla in fast gleicher Weise: er fand den Ursprung nahe dem Alveolarrande des Oberkiefers über dem Diastema zwischen äußerem Schneide- und Eckzahne, die Insertion in

der Haut des Nasenflügels, wo die Bündel fächerförmig aus einander strahlen und zwischen denen des M. quadratus labii superioris enden (O. c. pag. 26).

Der Nasalis ist ohne Frage ein Abkömmling des Orbicularis oris. Er entspricht nur einem, allerdings selbständiger gewordenen Theile des Nasalis anderer Primaten, dem Musc. depressor septi mobilis und einem Theile des M. depressor alae nasi des Menschen.

Der Nasalis des Orang ist ein Orbicularistheil und entspricht einem ursprünglicheren Verhalten (vgl. Op. cit. Fig. 27 und pag. 105). Sein Verhalten entfernt sich recht wesentlich von dem des Gorilla. Der Nasalis des Schimpanse hingegen stimmt im Wesentlichen mit dem des Gorilla überein. Auch er entsteht selbständig am Oberkiefer und steigt senkrecht zur Nase empor. Gorilla steht auch in dieser Beziehung dem Schimpanse näher als dem Orang, und Beide lehnen sich direkt an menschliche Einrichtungen nicht an.

Die um die Lippenspalte angeordnete, in die Lippen eingelagerte Gesammtmuskulatur des Gorilla erweist sich als eine sehr bedeutsame, voluminöse. Ehlers weist mit Recht auf die schwache Entwicklung der Muskulatur um das Auge hin und auf die starke derjenigen, welche zur Bewegung der Nasenflügel, besonders aber der dicken Lippen dient (O. c. pag. 29).

III. Verbreitungsart des Nervus facialis im Antlitze und am Halse.

Die Ausbreitung des Facialis im Gesichte des Gorilla ist auf Fig. 2 dargestellt. Es sind einzelne Muskeldistrikte ganz, andere in ihren Kontouren abgebildet. Durch die hellere und dunklere Zeichnung ist die oberflächlichere und tiefere Lage des Nerven zur Muskulatur angedeutet. Es ist geglückt, eine recht naturgetreue Wiedergabe des Thatbestandes zu liefern.

Die Facialisverästelung des Gorilla zeigt unter den bisher bekannt gewordenen Zuständen mit derjenigen des Chimpanse die größte Übereinstimmung. Es sind fast alle vom Schimpanse beschriebenen Nervenäste beim Gorilla wieder aufzufinden. Es bestehen zwar hier und da Modifikationen, welche immer auf eine komplicirtere Anordnung beim Gorilla hindeuten; aber die Übereinstimmung ist doch in den wesentlichen Punkten eine so große, dass diese Thatsache im Zusammenhalten mit der so vielfach konstatirten, größeren

Übereinstimmung in der Muskulatur beider Thiere an Bedeutung gewinnt und eine Stütze für die Annahme einer näheren Verwandtschaftlichkeit des Schimpanse und Gorilla wird. Dieselbe kann natürlich nur im Vergleiche mit anderen uns bekannten Formen als eine nähere bezeichnet werden. Da in der »Gesichtsmuskulatur der Primaten« ein Vergleich der Facialisverästelung des Schimpanse und anderer Primaten gezogen und auf die Ähnlichkeit mit derjenigen bei den Platyrrhinen und auf die Verschiedenheit von der des Orang hingewiesen wurde, so ist auch nach einer Vergleichung der Zustände des Schimpanse und Gorilla die Stellung des Gorilla zu den anderen Primaten gekennzeichnet, und wir sind einer Vergleichung des Thatbestandes des Gorilla, der Platyrrhinen etc. hier der Hauptsache nach überhoben. Es sei auf jenes Werk (pag. 121 ff.) verwiesen.

Die größten Verschiedenheiten zwischen Gorilla und Schimpanse bestehen in den oberen Gebieten des Facialis: in den unteren herrscht große Gleichartigkeit.

Kurz nach dem Austritte aus dem Schädel entsendet der Facialis zwei dicht neben einander gelagerte Äste aufwärts hinter die Ohrmuschel: Nn. auriculares post. profundi. Der vordere spaltet sich sofort wieder in zwei Äste und gelangt zur Ohrmuschel (Ram. anterior s. musculo-auricul.): der hintere versorgt hauptsächlich den M. occipitalis und den M. auricularis posterior (Ram. posterior s. occipitalis). Beim Orang entstehen der vordere und hintere Ast aus einem Stamme (Op. cit. Fig. 24), beim Schimpanse wie beim Gorilla selbständig als zwei Stämme. Der vordere theilt sich beim Schimpanse erst 0,7 cm wieder in zwei Äste, beim Gorilla hingegen kurz nach dem Ursprunge. — Auf die periphere Verbreitung des N. auricularis des Gorilla ist keine Rücksicht genommen.

Der Gesichtsstamm des Facialis zerfällt nach kurzem Verlaufe durch die Parotis in viele Äste. Drei derselben zeichneten sich sowohl bei den Prosimiern als auch bei den Primaten durch die Mächtigkeit aus: sie traten vor anderen hervor. Der eine gelangte als Ram. temporalis über den Jochbogen in die Schläfengegend, um hier Muskeln um Ohr und Auge und die auf Stirn und Schläfe zu versorgen. Ein anderer Ast gelangte gestreckteren Verlaufes zur Oberkieferregion und versorgte die Muskeln zwischen Lid- und Lippenspalte. Wir hießen ihn wegen seiner Verbreitung in der Oberkieferregion den Ram. maxillaris. Er bildete bei den Pro-

simiern und bei Ateles die eigentliche Fortsetzung des Facialis. Der dritte Ast verlief als Ram. mandibularis zur Unterkieferregion und versorgte die Muskulatur unter der Lippenspalte, durch einen Halsast das Platysma.

Diese drei Facialisäste sind in der schönsten Weise auch beim Gorilla zu unterscheiden. Sie finden sich demgemäß bei allen drei Anthropoiden, und von ihnen können wir eine Vergleichung der Facialisverbreitung überhaupt, speciell derjenigen bei Schimpanse und Gorilla, vornehmen.

Die eigentliche Fortsetzung des Facialis liegt in dem Aste, welcher an Mächtigkeit die anderen übertrifft. Der Ramus mandibularis stellte beim Schimpanse (vgl. Op. cit. Fig. 29) die Fortsetzung dar; von ihm lösten die anderen Zweige sich ab. In diesem Zustande könnte in so fern etwas Primitives liegen, als der Facialis seine Ausbreitung einstmals am Halse nahm, von diesem aus erst auf den Gesichtstheil des Schädels sich ausdehnte. Beim Gorilla (Fig. 2) ist die Theilung des Facialis in seine Äste eine gleichartigere, so dass wir von dem Übergewichte eines Astes und der Fortsetzung des Stammes in diesen füglich nicht gut reden können. Beim Orang hat mit der Volumenzunahme der Muskulatur oberhalb der Lippenspalte der Ramus maxillaris das Übergewicht erlangt; er stellt die Fortsetzung des Facialis im Gesichte dar (vgl. Op. cit. Fig. 25).

Es ist in Bezug auf die Nervenvertheilungsart bei den drei Anthropoiden eine Entwicklungsreihe ausgesprochen, in welcher Schimpanse durch die Mächtigkeit des dem Halse zunächst gelegenen Astes den niedersten, Orang den höchsten Platz einnimmt. Gorilla steht zwischen Beiden. Es läuft diese Wahrnehmung im Großen und Ganzen dem aus dem gegenseitigen Vergleiche der Muskulatur entsprossenen Resultate parallel, dass Schimpanse die geringsten, Orang aber die bedeutsamsten Umwandlungen erfuhr.

1) Der Ramus mandibularis des Gorilla ist ein cervicofacialer Nerv; er löst sich in zwei, 0,3 cm neben einander gelagerten Ästen vom Stamme los. Der vordere stärkere spaltet sich wieder in zwei Nerven, von denen der eine mit dem hinteren Aste anastomosirt, der andere aber als Nervus marginalis nach vorn zur Unterlippe und zum Kinne verläuft. Der hintere und zugleich untere Ast des R. mandibularis, verstärkt durch die Anastomose vom vorderen, wendet sich abwärts und nach vorn und entsendet jenseits des Unterkieferrandes zahlreiche Zweige zum Platysma. Dieser cervicale Nerv entspricht dem N. subcutaneus colli superior

des Menschen. Beim Schimpanse entstand der Subcut. colli superior mit einem Aste aus dem Ram. mandibularis: er senkte sich weiter vorn nach der Abgabe cervicaler Zweige wieder in den R. mandib. ein.

Der Nervus marginalis, beim Menschen unzweckmäßig auch Subcutaneus mandibulae genannt, da er direkt unter der Haut nicht gelagert ist, verläuft beim Gorilla durch die Parotis, dann unter dem Platysma in leichter Schlängelung dem Unterkieferrande parallel nach vorn. Von seinem oberen Rande heben sich 2 cm vor der Parotis aus einem gemeinsamen Stamme drei, wohl einem N. bucco-labialis inf. des Menschen homologe Zweige ab, von denen der eine aufwärts und nach vorn zum M. buccinatorius (R. buccalis) gelangt: ein anderer lenkt wieder in den Stamm des Marginalis ein: ein dritter verästelt sich unter dem Triangularis, gelangt zu diesem und dem Orbicularis oris (R. labialis) und entsendet noch eine Anastomose zu den weiter vorn entstehenden vier Endästen des R. marginalis, welche den Quadratus menti, den Mentalis und Orbicularis oris versorgen.

Beim Schimpanse verästelt sich der Ramus marginalis durch Abgabe eines N. buccinatorius und der Lippennerven ganz ähnlich wie beim Gorilla. Auch ist die ganze Anordnung bei beiden eine gleiche; aber sehr verschieden von derjenigen beim Orang.

2) Der Ramus maxillaris des Gorilla ist selbständig und scharf abzugrenzen, in so fern keinerlei peripherische Verbindungen mit dem Ramus mandibularis und temporalis bestehen. Zwischen dem R. maxill. und dem R. mandibularis, in engerem Anschlusse an den ersteren, verläuft über den Masseter gerade nach vorn dem Mundwinkel zu ein breiter, aber schwacher Nerv (*a*). Er löst sich dicht vor dem Ram. mandibularis vom R. maxillaris los und befindet sich Anfangs unter dem Ductus Stenonianus, tritt dann über denselben aufwärts. Von ihm gelangen drei Nervenäste steil empor, um sich dem Ramus maxillaris zu verbinden; mit seinen Endzweigen senkt sich der Nerv (*a*) in die bucco-labialen Muskeln ein (Rr. buccales).

Durch das Vorhandensein der in den Ramus maxillaris sich einsenkenden Äste des Nerven *a* erweist sich dieser als zum R. max. gehörig; durch sie betheiligt er sich an dem Zustandekommen einer Nervenschlinge des R. maxillaris. Seine drei Arme senken sich in den R. maxillaris in einer Ausdehnung von 0,8 cm hinter einander ein. Eine solche vom unteren Rande des Ram. maxillaris ausgehende Schlinge, welche bucco-labiale Muskeln versorgt, findet sich

auch beim Schimpanse. Bei diesem Thiere jedoch ist die Nervenschlinge weniger gut entfaltet; denn sie entsteht erstens erst 3,7 cm nach dem Ursprunge des R. maxillaris aus dem Facialisstamme: zweitens ist sie nicht länger als 1,3 cm und drittens sind beide Arme der Schlinge nicht mehr als 1 mm von einander entfernt (Op. cit. Fig. 29). Von dem unteren Arme der Schlinge gehen beim Schimpanse zwei stärkere Rr. buccales ab. Der Nerv *a* des Gorilla entspricht nach meiner Ansicht dem unteren Schlingenarme des Schimpanse vollkommen; denn sie entsenden in gleiche Regionen ihre Endäste und bilden außerdem die vom unteren Rande sich loslösenden Stränge des zum Levator labii proprius und zum Oberlippentheile des Orbicularis oris ziehenden Maxillarisastes. Die auf diese Weise einander entsprechenden Nerven befinden sich beim Schimpanse dem Gorilla gegenüber im Zustande der Indifferenz. Dies erscheint von höherem Interesse in so fern, als wir die komplicirtere Anordnung des betreffenden Nervendistriktes beim Gorilla in Einklang bringen können mit der hochgradigen Komplikation, welche das System des Orbicularis oris durch die reichlichen lateralen Aberrationen zur Herstellung bucco-labialer Muskeln bei diesem Thiere erfuhr. Wir leiten die komplicirtere Anordnung dieser Nerven des Gorilla von der des Schimpanse her und suchen den Grund für deren Zustandekommen in der nachweisbaren Umgestaltung des Orbicularis oris. Es lässt sich hier in einem kleinen Distrikte die in der Einleitung des Aufsatzes »Über die Gesichtsmuskulatur der Halbaffen« ausgesprochene Ansicht thatsächlich begründen, dass die Umbildungen der Gesichtsmuskulatur Änderungen der Facialisverbreitung im Gefolge haben.

Der Hauptstamm des R. maxillaris bildet eine kleine Strecke weit (0,4 cm) einen gemeinsamen Nerven mit dem Ram. temporalis: dann verläuft er in leichtem, aufwärts konvexen Bogen durch die Parotis nach vorn. Am vorderen Drüsenrande ist der R. max. in drei Äste gespalten. Ein oberer zarter Nervenstrang (*b*) verläuft vor- und aufwärts über den Ursprung des M. zygomaticus. Ein stärkerer, mittlerer Nervenstrang (*c*) nimmt einen weniger steilen Verlauf. Fünf aus ihm hervorgehende Äste gelangen unter den Musculus zygomaticus, zu welchem Nerven gelangen: sie theilen sich weiterhin in feinere Äste, welche unter dem Orbito-labialis und dem Orbito-malaris zu diesen und zur lateralen und unteren Portion des M. orbicularis oculi sich begeben. Der untere, aus dem Strange (*c*) hervorgehende Nerv thut sich durch seine weite Ver-

laufsstrecke vor den oberen hervor. Endigen letztere bereits im Zygomaticus und Orbicularis oculi, so wendet sich der untere Ast in einem aufwärts konkaven Bogen bis zum medialen Augenwinkel. Er giebt auf seinem Wege Zweige zum Orbicularis oculi ab und beweist hierdurch so wie durch eine langgestreckte Anastomose die enge Beziehung zu den oberen Ästen des Stranges (*c*). Sein terminales Gebiet sind der M. levator labii superioris alaeque nasi, M. depressor supercilii und M. procerus nasi. Der Nerv gelangt bis über das Ligamentum palpebrale mediale hinaus. Die Innervation jener Muskeln durch ihn unterstützt die oben dargethane Ansicht über die Ableitung derselben vom unteren Lidtheile des Orbicularis oculi. — Der Strang *c* ist ein Nerv. zygomatico-orbitalis, da wir ja den Levator labii alaeque nasi etc. als Abkömmling des Orbicularisgebietes kennen lernten. Er entspricht den Nn. zygomatici s. malares des Menschen.

Der betreffende Augenmuskelast des Stranges (*c*) erhält fernerhin Bedeutung durch einen zwischen ihm und dem dritten Nervenstrange (*d*) des Ram. maxillaris befindlichen Verbindungsstrang. Dieser verläuft fast senkrecht und nahe dem lateralen Rande des Zygomaticus von einem zum anderen Strange (*c* und *d*).

Der Nervenstrang *c* ist beim Gorilla scharf durch das Endgebiet gekennzeichnet. Die ihm beim Schimpanse entsprechenden Nerven sind genau anzugeben. Auf der Fig. 29 der »Gesichtsmuskeln der Primaten« erkennt man sie als vom oberen konvexen Rande einer Nervenschlinge abgehende Äste. Die Schlinge geht vom R. temporalis aus und in einem aufwärts gerichteten Bogen durch die Parotis, dann verläuft sie nach vorn und abwärts und senkt sich unter dem M. zygomaticus in den Theil des Ram. maxillaris ein, welcher dem Strange *d* des Gorilla entspricht. Vom konvexen Rande der Nervenschlinge des Schimpanse gelangen drei Rr. zygomatico-orbitales unter den Zygomaticus zu diesem und dem lateralen, unteren Orbicularistheile. Diese Rr. zyg.-orbit. entsprechen genau den oberen Ästen des Stranges *c* beim Gorilla. Dann entsteht ganz vorn von der Schlinge des Schimpanse ein dem Augenwinkelaste des Gorilla genau entsprechender Nerv. Der zwischen ihm und dem Ram. maxillaris liegende Theil der Schlinge des Schimpanse entspricht genau der Anastomose zwischen Strang *c* und *d* beim Gorilla. Bei beiden Anthropoiden sind also alle Nerven des betreffenden Gebietes vorhanden. Die Verschiedenheiten sind dadurch entstanden zu denken, dass der Strang *c* sich mehr und mehr vom Strange *d* entfernte,

die Nervenbahnen sich schärfer von einander schieden, und dass auf diese Weise die bogenförmige Schlinge beim Schimpanse sich nur noch in einer Anastomose beim Gorilla erhalten konnte. Wenn wir das Zustandekommen der Nervenschlinge beim Schimpanse auf die Höhenentwicklung und die Umbildung der Muskulatur zurückführen konnten (Op. cit.), so können wir die schärfere Trennung der Rr. zygomatico-orbitales vom R. maxillaris (*d*) des Gorilla und das Vorhandensein jener Anastomose mit gleichem Rechte als eine Weiterbildung des Thatbestandes beim Schimpanse erklären, welche sicherlich auch ihre Ursache in jenen gedachten Momenten hat.

Der untere und stärkste Nervenstrang des Ramus maxillaris (Fig. 2 *d*) verläuft vom vorderen Rande der Parotis leicht gebogen und abwärts bis zum vorderen Masseterrande, dann, in zwei Äste gespalten, in leichtem Bogen nach vorn und aufwärts. Der Nerv ist Anfangs vom Platysma, dann vom Zygomaticus und vom Orbito-labialis bedeckt. Unter diesen Muskeln entsendet er reichliche Äste zum Caninus-Triangularis (wohl auch zum Zygomaticus?). Dicht vor dem lateralen Rande des Levator labii superioris proprius zerfällt er auf dem Caninus in mehrere, wieder mit einander anastomosirende Äste, welche unter den Levator labii proprius sich begeben, diesen, den Oberlippentheil des Orbicularis oris und den Nasalis innerviren. Der Nervenstrang (*d*) enthält beim Gorilla die Äste für Muskeln, welche in einem engeren genetischen Verhältnisse zu einander stehen.

Der Nervenstrang des Schimpanse, welcher dem des Gorilla entspricht, zeigt genau die gleichen Lagebeziehungen und sucht dasselbe Endgebiet auf. Derselbe ist aber im Gegensatze zum Gorilla wiederum ein einfacherer Nerv, welcher sich unter dem Levator labii superioris proprius dichotomisch in seine Endäste auflöst. Da durch die Absonderung der Pars canina von der P. orbicularis und durch die reichliche Schichtenbildung im Muskelendgebiete des Nerven (*d*) beim Gorilla eine bedeutend höhere Differenzirung als beim Schimpanse nachweisbar ist, so können wir mit Fug und Recht auch die häufige Spaltung und Anastomosenbildung im Nervenendgebiete des Gorilla als eine höhere, durch die Muskulatur errungene Entwicklungsstufe uns vorstellen, eben so wie diese Auffassung für den oberen und für den unteren Nervendistrikt des Ramus maxillaris des Gorilla an Geltung gewann.

3) Der Ramus temporalis des Gorilla trennt sich etwa 0,5 cm vom Ram. mandibularis entfernt vom R. maxillaris ab. Er steigt fast senkrecht, ca. 0,5 cm vor der Ohrmuschel empor. Er

zerfällt schon in der Parotis in seine Endäste. Dieselben verlaufen unter der oberflächlichen Schläfenfascie nach vorn, aufwärts und hinten; sie endigen im Orbito-labialis, Orbicularis oculi und dessen oberen Abkömmlingen, im Frontalis, Auricularis ant. et sup. und im Depressor helicis. Der ganze Ram. temporalis ist vom R. maxill. gut getrennt. Man kann folgende Äste an ihm unterscheiden:

a) zwei nach vorn und ein wenig aufwärts ziehende Nerven (1, 2), welche bis zum lateralen Rande des Orbicularis oculi zu verfolgen waren;

b) einen starken, aus zwei Ästen hervorgehenden Nerv (*3*), welcher platt gedrückt, ungefähr 1,5 mm breit den Rand des Orbicularis oculi erreicht, unter und in diesen Muskel gelangt. Von ihm lösen sich drei Zweige zum Frontalis los;

c) einen aufwärts strebenden Nerv (*4*), welcher 2,5 mm oberhalb der Parotis in drei Äste zerfällt, von denen der eine vor- und aufwärts zum M. frontalis und gegen den Corrugator supercilii hinzieht, der andere senkrecht, der dritte aufwärts und nach hinten zum M. auricularis anterior et superior sich begiebt. Der letztere Ast giebt auch einen Nerven zum Depressor helicis ab;

d) einen feinen Nervenfaden (*5*), welcher durch die Parotis direkt zum Depressor helicis geht.

Die den aufgeführten Nerven entsprechenden Gebilde des Schimpanse sind nicht in gleicher Weise scharf vom Ram. maxillaris gesondert, indem der für den Orbicularis oculi bestimmte Nerv der oben erwähnten Nervenschlinge des Ram. maxillaris enger sich angelagert zeigt und ziemlich selbständig über den Ursprungstheil des Zygomaticus nach oben und vorn verläuft. Er entspricht vielleicht dem Nerven *b* des Ram. maxillaris des Gorilla und den Nerven *1—3* des Ramus temporalis. Ein zweiter beim Schimpanse vorhandener Nerv, welcher einem Theile des Ram. temporalis des Gorilla entspricht, steigt senkrecht empor und entsendet seine Zweige zum Frontalis und Auricularis (vgl. Op. cit. Fig. 29).

Die Anordnung des ganzen R. temporalis ist, wie ich glaube, beim Gorilla eben so wie die der anderen Facialisäste eine komplicirtere zu heißen als die des Schimpanse. Zu Gunsten hierfür spricht der Vergleich der Verhältnisse des Schimpanse mit denen der Prosimier, die beide in ihrer großen Einfachheit übereinstimmen, von denen aber der Thatbestand der Prosimier von demjenigen des Gorilla bereits auf den ersten Blick sich sehr wesentlich unterscheidet.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXIV.

Fig. 1. Es sind sämmtliche, oberflächlich gelagerte oder von diesen nicht bedeckte Gesichtsmuskeln des Halses, Nackens und des Schädels dargestellt. Die Muskeln sind größtentheils bezeichnet. — Die zwischen den Muskeln befindlichen Fascien sind durch schraffirte Linien angegeben.

Fig. 2. Die oberflächlichen Muskeln sind in ihren Kontouren angegeben. Es tritt die oberflächliche Lage des Systems des Orbicularis oris zu Tage, welche stellenweise vom ebenfalls dargestellten M. levator labii superioris proprius bedeckt ist. — Es ist die Ursprungsportion des Frontalis über dem medialen Augenwinkel dargestellt. Sie ist am medialen Abschnitte des Margo supraorbitalis von einer tiefen und selbstständig gewordenen Schicht des Orbicularis oculi, dem Corrug. supere. bedeckt, dessen Ursprungszacke dicht über dem Ligam. palpebr. med. ebenfalls dargestellt ist.

Vor und unter dem Ohre sind die Grenzen der Parotis angegeben. Die Drüse wird vom Nerv. facialis durchsetzt, dessen ganze Verbreitungsart sichtbar ist. Da, wo die Nervenäste durch die Parotis und unter den oberflächlichen Muskeln, mit Ausnahme des Platysma, verlaufen, sind dieselben heller gehalten.

Die Bezeichnung der einzelnen Nerven mit Buchstaben oder Zahlen findet in dem Texte Verwerthung.

Fig. 3. Darstellung des Ursprunges des Levator labii super. proprius und der Ausdehnung einer tiefen Portion des M. levator labii super. alaeque nasi.

Der Muscul. triangularis und die den Lev. labii sup. propr. durchsetzenden, oberflächlichen Bündel des Orbicularis oris sind abgeschnitten, um tiefere Lagen des Orbicularissystems hervortreten zu lassen. Außerdem sind tiefe Insertionsportionen des Platysma sichtbar, welche in drei Zügen sich unter die Orbicularistheile begeben.

In der Verlängerung der Pars canina (Caninus) nach oben und medianwärts erscheinen zarte, abgesprengte Muskelzüge, bedeckt vom Levator labii et nasi.

Fig. 4. Nach der Entfernung der Pars orbicularis und der P. canina treten die hier dargestellten, von der Ober- und der Unterlippe lateralwärts auf die Wange aberrirenden, bucco-labialen Züge des Orbicularissystems zu Tage. Die mit Nr. *1*, *4*, *5* bezeichneten Bündel lösen sich vom Oberlippentheile, das mit Nr. *3* bezeichnete vom Unterlippentheile aus dem orbiculären Verlaufe los. Tiefer als diese liegt eine

Fig. 1.
Frontalis
Depressor supercilii
Zygomaticus
Levat. labii et nasi
Levat. labii sup. proprius
Auricula-occipitalis
Platysma
Bündel des rechtsent. Platysma

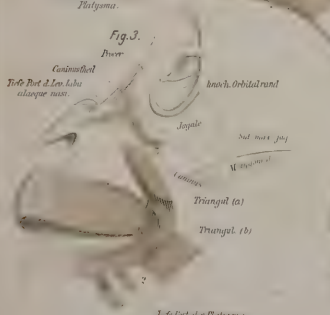


Fig. 3.
Zygom.
Caninustheil
Tiefe Port. d. Lev. labii aliaque nasi.
Jugale
Sub. max. proj.
Triangul. (a)
Triangul. (b)
Tiefe Port. des Platysma

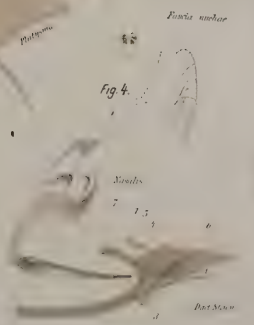


Fig. 4.
Fascia auchor
Mentalis
Port. Mesen.

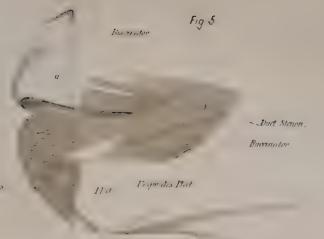
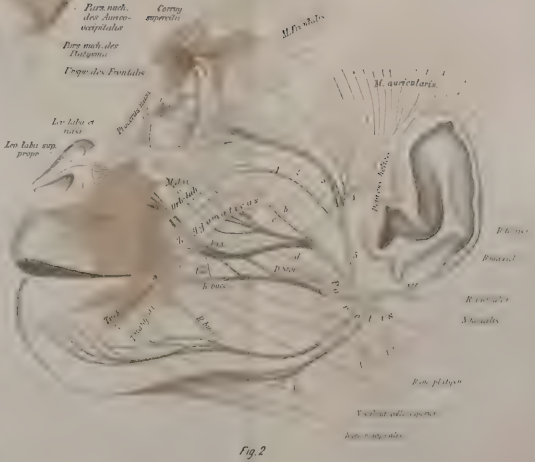


Fig. 5
Buccinator
Port. Mesen.
Mentalis
Depressor lab. Port.


M. auricularis
Fig. 2

von der Wange zum Mundwinkel verlaufende Schicht Nr. *6*, welche wieder eine orbiculäre Zone Nr. *7* bedeckt. Unterlippenfasern dieser verlaufen lateral zur Wange, wo sie unter dem Ductus parotideus endigen.

Zwischen Lippenschleimhaut und Nase befindet sich der Musculus nasalis.

Fig. 5. Nach der Entfernung der auf Fig. 4 dargestellten Schichten treten drei tiefere, mächtige Lagen hervor, von denen die oberflächliche Nr. *9* von der Unterlippe zur Wange zieht, wo sie mit den Schichten Nr. *6* und *7*, so wie mit der tieferen aufs innigste verbunden ist. Die letztere liegt allein auf der Wangenschleimhaut und stellt den primitiven M. buccinatorius dar. — Die tiefste Schicht zieht als Theil des Buccinator von der Oberlippe gerade nach hinten zur Wangenschleimhaut wo die Anlagerung an die nächst oberflächliche erfolgt.

Unterhalb der Schleimhaut entsteht in mehreren Portionen der M. mentalis vom Unterkiefer. Derselbe ist von einem tiefen Platysmabündel durchsetzt. — In der Nähe des Kieferrandes findet man die Anheftungsstellen des Platysma und den Ursprung des Quadratus labii inferioris (Depressor labii inferioris) angegeben.

The origin of the Corpus callosum, a contribution upon the cerebral commissures of the Vertebrata.

Part II.

By

Dr. Henry F. Osborn,

Professor of comparative Anatomy, Princeton, U. S. A.

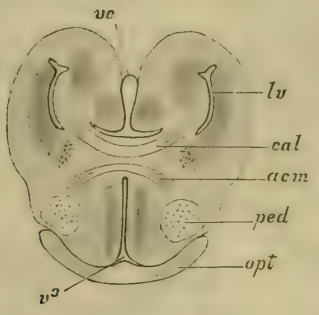
With plate XXV and 5 figures.

The materials and observations for this part of the present investigation were chiefly collected in the Morphological Laboratory of Cambridge University and I am much indebted to Mr. Adam Sedgwick and his assistants for the generous facilities Extended to me there.

I received a series of Kangaroo pouch specimens ranging in length from 3.5 to 7.5 centimeters. These supplemented the fine series of sheep embryos which were supplied in Prof. Kupffer's laboratory through the kindness of Mr. Alex. Boehm. These series together gave a full history of the early development of the cerebral commissures in the mammalia. Mr. W. H. Caldwell placed at my disposal two advanced Ceratodus embryos from his valuable Australian collection. With these I expected to determine whether the corpus callosum is present in the Dipnoi, as I think highly probable, but I found that although the fore and hind limbs were well budded out, indicating an advanced age, the cerebral commissures were still undeveloped. The forebrain of Ceratodus was at this stage found to belong to the Amphibian type, with hollow paired hemispheres and a large ventriculus communis. In other respects the points left in doubt in the first part of this paper (Morph.

Jahrb. Band XII, pag. 223—251) are now fully elucidated and much new information has been gained. In the brain of Tropidonotus, the common snake of England, I happened upon the very

Fig. 3.



Transverse section of the brain of Rana esculenta, through the cerebral commissures.

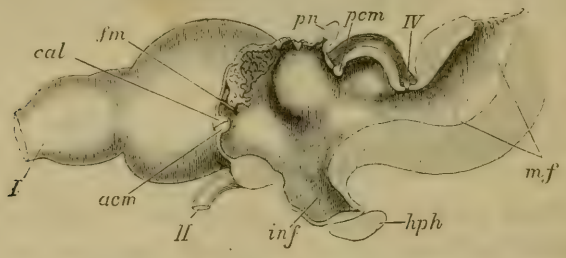
condition of the cerebral commissures in the Reptilia which I anticipated would be found viz: a completely developed anterior commissure, as well as descending tracts, in connection with the corpus callosum, which probably represent the fornix.

Ophidia.

In Tropidonotus natrix the cerebral hemispheres are broad and deep. They taper rapidly forwards and pass into the long narrow olfactory lobes. The lamina terminalis extends obliquely upwards and is proportionally of greater vertical extent than in the chelonia. The cerebral commissures are not compressed into a single bundle in the median line as in the chelonia but traverse the lamina terminalis in three distinct groups placed above each other. The two lower bundles represent the divisions of the anterior commissure (figs. 20 and 21). Their distribution, as seen in horizontal sections, corresponds with the typical development of this commissure, as observed in the mammalia. This brain however presents two exceptions to the usual relations of this commissure, in that, first, the two parts are quite distinct in the median line, and, second, the pars temporalis is dorsal to the pars olfactoria. Fig. 21 is an oblique section in which the two divisions lie in the same plane. The pars temporalis is composed of fine fibres and arches upwards and backwards around the cortex of the temporal lobe, its fibres passing inwards to the adjacent cell layer. The pars

olfactoria is composed of coarse fibres which arch forwards and downwards. From this a minor division is given off directly to the hemispheres which may be called the pars frontalis. The main division passes forwards and scatters in the region of the olfactory lobes. These unique relations confirm the view of Ganser vs Meynert that the anterior commissure is a double bundle which places opposite corresponding cell areas of the frontal, temporal and olfactory lobes in commissural relation.

Fig. 4.



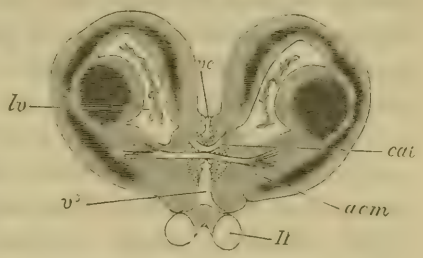
Sagittal section of the brain of Emys europaea[1].

The distribution of these fibres shows that the uppermost bundle must represent the corpus callosum. While similar in position and distribution this bundle differs from that in Emys (fig. 16) by being less compact and containing fewer fibres. It consists of a horse-shoe shaped tract traversing a mass of fine scattered nuclei. Laterally the fibres pass above the ependyma-cells lining the ventricle and are distributed to the layer of cells which extend in crescentic shape between the ventricle and the cortex. On either side of this callosal bundle are numerous fibres for which do not pass commissurally to the opposite hemisphere but descend in independent tracts behind the anterior commissure. The further course of these tracts cannot be followed in my sections but their relations to the two commissures suggest very strongly those observed between the fornix, corpus callosum and anterior commissure in the embryo brains of the cheep (fig. 28), or kangaroo (fig. 24). Do these tracts then represent the columns of the fornix?

[1] The folds at the sides of the 4th ventricle *mf*, have to my knowledge, never been observed before in the adult reptilian brain. Goette observed them in Bombinator at the close of the tadpole stage. I have figured them in the adult Rana fig. 2, text). They are undoubtedly equivalent to the medullary folds observed in the embryonic brain (Kupffer).

In studying the brain of Emys (loc. cit. p. 242) I found that a portion of the callosal bundle, *cal'*, corresponds in position with the crura fornicis, but as no columnae, or descending fibres, were observed and the entire bundle seemed to pass into the opposite hemisphere I compared it to the commissura cornu ammonis. In Tropidonotus however such descending fibres are readily observed and I am strongly inclined to believe that they are homologous with the mammalian fornix. My present series of sections do not clearly demonstrate the course of this tract into the hippocampal region, therefore a positive solution of this interesting question must be deferred until a better series of sections can be prepared.

Fig. 5.

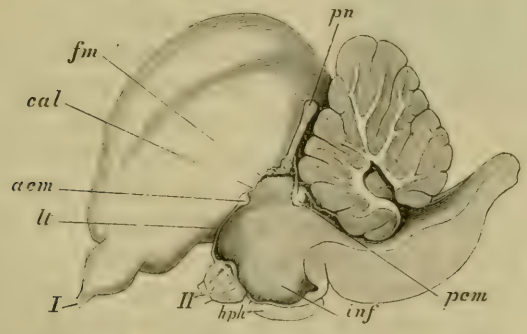


Transverse section of the brain of Emys europaea, throug the cerebral commissures.

Aves.

If the brain of a duck, Anas boschas, be carefully removed from the skull and the membranes uniting the hemispheres cut, these bodies may be gently separated until the anterior commissure

Fig. 6.



Sagittal section of the brain of Anas boschas.

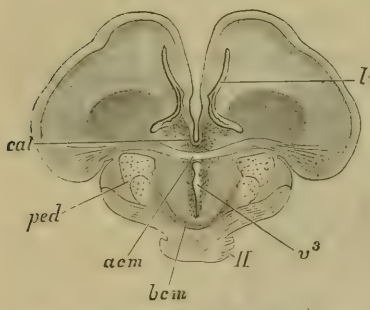
comes into view: immediately above and behind this is a fine white strand of fibres[1], quite as figured by Meckel (1816), and so distinct

[1] A. Bumm, Das Großhirn der Vögel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 38, 1883, pag. 430—467, mentions this commissure but accepting Rabl-Rückhard's authority does not recognize its homology with the corpus callosum.

that one cannot understand how it was overlooked by Stieda. This little bundle which represents the rudimentary corpus callosum, forms a portion of the lamina terminalis (figs. 22 and 23) and is about $^1/_6$ the diameter of the anterior commissure. It lies some distance below the foramen of Monro and in vertical as well as in transverse sections its fibres are seen to pass directly upwards in the thin inner wall of the lateral ventricle so far as could be ascertained none of its fibres pass back into the hippocampal region, as the commissura cornu ammonis. Here it seems to differ from the brain of Columba. The great reduction of the inner wall of the hemispheres has already been suggested as the cause of the diminutive size of the corpus callosum in the birds.

I can still find no evidence that the pars olfactoria is present in the anterior commissure. It is wanting in the brain of the young pigeon and in the most complete series of the brain of the adult duck I see no trace of it. The olfactory lobes it is true are extremely reduced in the birds (fig. 6, text) but these lobes are very large in the chelonian brain, where I have also failed to find a distinct pars olfactoria, so it does not appear that this commissure is invariably developed in proportion to the size of the olfactory lobes. In horizontal sections however there is considerable evidence in Anas as in Emys that the entire anterior commissure does not pass into the postero-lateral or temporal region of the brain. There is a well marked division which passes forwards and upwards. This I doubtfully represented as the pars olfactoria in the turtle brain (Taf. XIII, figs. 16 and 17), but I now think that it represents the pars frontalis, or commissure of the lateral portions of the mantle of the hemispheres. The main division of the anterior commissure represents the pars temporalis. It passes beneath the nucleus in the centre of the hemispheres which corresponds to the corpus striatum and extends widely into the temporal lobe before its fibres scatter into the cortex.

Fig. 7.



Transverse section of the brain of Anas boschas, through the cerebral commissures.

Development of the Cerebral Commissures.

I began to study the development of the cerebral commissures with a view of ascertaining how far the embryological history repeats the ancestral history. In course of this study, not only were my previous conclusions confirmed but several new facts were discovered.

Amphibia. In the frog's brain I find that the upper bundle or corpus callosum is developed at an early period when the foramina of Monro are still widely open and in a primitive condition. The fibres of the anterior commissure appear slightly later as a delicate transverse thread immediately below the corpus callosum. The fact that the upper bundle is developed a little earlier than, or simultaneously with, the lower is reversed in the mammals, where, according to MIHALKOVICS' (1877 p. 124), and my own observations, the anterior commissure is formed earlier than the corpus callosum. A mechanical explanation of this exception is found in what we may call the primary and secondary positions of the corpus callosum. In the primary position, Amphibia (and Fishes?), this commissure lies in the floor of the primary fore-brain, a part of the brain wall which is early developed, hence its developement is as rapid as that of the anterior commissure. In the secondary position, Mammalia, the corpus callosum lies in the middle portion of the terminal plate which is a later growth than the floor of the ventriculus communis, hence its late development.

Mammalia. The series of sheep embryos which formed my material, extended from 3.0 to 5.2 centimeters in length. In the latter the corpus callosum was distinctly formed. The following is the order of development.

In the 30 mm stage the hemispheres have already partially united in front of the primitive lamina terminalis forming the terminal plate. The anterior commissure now appears as a delicate thread of fibres in the lateral region of the brain stem. The hippocampal sulcus is well marked. At 35 mm the anterior commissure extends slightly nearer the median line. In an Embryo of 37 mm the terminal plate has extended considerably forwards. The anterior commissure shows a division into the pars olfactoria and temporalis, while in the median line its fibres begin to unite with those of the opposite hemisphere. This union does not take place in the terminal plate, as stated by MIHALKOVICS, but in front of it, i. e.

the plate does not form the ground substance to be traversed by these fibres. On the other hand the fibres bridge the fissure which is gradually closing in front of the terminal plate. Immediately above the anterior commissure, on either side, are descending fibres which represent the first stage of the fornix. These appear before the anterior commissure crosses the median line. This stage corresponds closely to that figured by Mihalkovics, Taf. VII, fig. 60. In the next stage the terminal plate has extended in front of the anterior commissure, the fornix fibres are more numerous and at their upper limit a few fibres are observed extending towards the median line, these are the earliest callosal elements. At 49 mm, which follows a considerable interval of development (fig. 28), the hippocampal sulcus is very deep and the terminal plate is much more extensive. In its lower portion the anterior commissure, now a compact bundle, extends laterally above the cerebral peduncles. The columns of the fornix are well defined and between them in the upper portion of the plate pass the fibres of the corpus callosum. A careful study of these fibres shows that, like those of the anterior commissure, they unite with each other in front of the terminal plate. The callosal fibres disappear as they pass around the hippocampal sulcus. Above this sulcus is an interval in the inner wall of the ventricle in which no fibres can be observed, but in the roof of the ventricle are the fibres of the corona radiata. This leads me to doubt whether the fibres extend at an early stage from the corona radiata into the corpus callosum, as stated by Mihalkovics. It seems rather that this is a subsequent union. This stage (fig. 28) differs considerably from that figured by Mihalkovics as the initial stage of the corpus callosum.

Taken altogether the above observations, including the late development of the corpus callosum and its wide separation from the anterior commissure in the terminal plate do not greatly tend to confirm the theory of the cerebral commissures which is advanced in this paper. When however we study the embryology of the lower mammalian brain, in this case that of a Marsupial, we find strong corroborative evidence. The youngest pouch specimen of Macropus major which I procured, fortunately gave me the first step in the development of the corpus callosum. It measured 36 mm. The terminal plate at this stage is of much less vertical diameter than in the sheep's brain (compare figs. 21 and 28). The hippocampal sulcus is slightly developed. The anterior commissure is already a

large structure. Studied in horizontal as well as in sagittal and transverse sections it is found to enter laterally into three distinct divisions. One extends backwards as the pars temporalis, the second extends forwards into the olfactory lobes. A third, branching from the second, is quite distinct in its distribution from the former. For this division, already observed by FLOWER, SANDER and others, and shown to exist on physiological grounds by GANSER I propose the name pars frontalis. This title gives an approximate idea of the distribution of this bundle to a region of the mantle, which is quite distinct from that supplied either by the pars temporalis or olfactoria. Above the anterior commissure is the corpus callosum, now about $^1/_4$ as large. We first observe that these commissures are separated by a very narrow interval, in contrast with their wide separation in the sheep's brain. At the sides of the corpus callosum are the colums of the fornix. The relations of these tracts are unique. The callosal and fornix fibres ascend together in the inner ventricular wall and then divide into two tracts. At this stage one of these tracts *cal* extends forwards and upwards below the faint hippocampal sulcus. The other tract *cal'* extends backwards above the foramen of Monro into the hippocampal region.

A later stage, of a specimen 40 mm in length, is represented in fig. 25, taken in a plane anterior to the fornix columns. Here the corpus callosum has a diameter equal to that of the anterior commissure. Dorsally, its two divisions *cal* and *cal'* are still more clearly defined than before. The corpus callosum sends a few fibres upwards into the inner mantle. The fibres of the pars frontalis now extend over the roof of the ventricle into a region of the mantle which is supplied by the corpus callosum in the higher mammals.

The marsupial brain thus gives us the typical development of the anterior commissure. I find that it also presents a generalized type in the relations of the corpus callosum which enables us to interpret both the reptilian and higher mammalian conditions of this commissure. This is partly owing to the fact that the hippocampal sulcus persists in the inner wall of the lateral ventricle into adult life, instead of disappearing in the later stages of development as it does in the higher mammalia.

In a specimen of 75 mm in length the distance between the corpus callosum and anterior commissure has increased by the extension of the terminal plate. The hippocampal fold is well defined into several layers of gray, white and granular substance which

are similarly disposed throughout its entire length. As in the earlier stages the callosal fibres ascend to the hippocampal sulcus and there form two divisions. The anterior division *cal* extends horizontally forwards as a compact bundle beneath the sulcus (fig. 26) distributing its fibres around the fold into the mantle. The fibres of the fornix, which is not a very large tract, unite with the posterior division *cal'* and pass backwards above the foramen of Monro and downwards beneath the hippocampal sulcus (fig. 27). This tract *cal' fmb* has precisely the same relations to the hippocampal fold both in position and the distribution of its fibres as has been observed in the anterior division of the corpus callosum. There can be no doubt, from this observation, that the anterior and posterior divisions of the embryonic corpus callosum are in like manner distributed to the mantle, and that the latter which we recognize as the commissura cornu ammonis (Forel) is not a portion of the fornix system, as has been generally held, but is primitively a portion of the corpus callosum. The above evidence for this conclusion is supported by the study of the brain of Emys (figs. 18 and 15) and of Columba also by the development of this commissure both in the sheep and Kangaroo brain. This commissure, for which Forel's designation is best retained, is unusually large in the marsupial brain, a fact which undoubtedly led to Owen's error that the corpus callosum proper was wanting in the marsupials.

The development history of the marsupial brain thus gives us three important results. First, it shows the typical distribution of the anterior commissure. Second, it shows the true relations of the commissura cornu ammonis. Third, that the embryonic relations of the corpus callosum and anterior commissure in the lower mammalia are similar to their adult relations in the Sauropsida (compare figs. 16, 23, 24 and 25), thus completely establishing the homologies of the cerebral commissures in the lower and higher vertebrata which are advanced in this paper.

General conclusions.

In concluding the first part of this investigation, I left a gap in the comparative history of the cerebral commissures between the fishes (Teleosts), and Amphibia, which, the lack of necessary material has prevented my filling. The fact that the embryonic Ceratodus fore-brain resembles the embryonic amphibian fore-brain is sup-

ported by observations of Rabl-Rückhard (1883 p. 309) and Fulliquets [1] upon the homology between the amphibian and dipnoan brain. This leads me to anticipate that the corpus callosum will be found in the Dipnoi. In regard to the other groups of fishes I still adhere to the hypothesis that the commissurae interlobularis is a primitive form of the whole transverse [2] commissural system of the hemispheres, thus representing both the anterior commissure and corpus callosum.

A doubt was expressed as to the presence of the pars olfactoria of the anterior commissure in the Sauropsida. This has been removed by the discovery of a complete anterior commissure, of the mammalian type, in the ophidian brain. There was a question also as to the homology of the posterior division *cal'* of the corpus callosum in Emys and Columba. This is now shown to be the commissura cornu ammonis, a primitive division of the corpus callosum.

The precise distribution of the anterior commissure has never been satisfactorily determined hitherto. As it traverse the corpora striata it is difficult to decide whether part of its fibres serve to connect these bodies. The extensive material which I have examined thus far gives considerable evidence that this commissure passes through the lower part of the corpora striata and is distributed to different portions of the brain mantle. The only exception is in the frogs brain where a part of the anterior commissure seems to supply a mass of cells lying in the brain stem (fig. 1'). The disposition of the cell and fibre areas bear upon this question.

In the Amphibia the cells of the hemispheres are uniformly massed around the lateral ventricles (fig. 10) and, in general, the fibre tracts of the cerebral commissures lie external to the cell masses and send their fibres inwards (figs. 11 and 12) This is true of the corpus callosum although it lies in part next the lateral ventricle. In the Sauropsida the cell areas are more scattered between the ventricles and the cortex (figs. 16, 20, 23), the upper commissural tracts lie next the ependyma cells of the ventricle and the fibres pass outwards (fig. 18). In the mammalia the principal cell areas are cortical. In each case, with the exception noted above, the fibres of the anterior commissure seem to extend to the cells of the mantle.

---

[1] G. Fulliquets, Recherches sur le cerveau du Protopterus annectens. Dissertation, Genève 1886.

[2] The fornix is thus excluded as it is not a transverse commissure.

There is no question that such is the distribution of the callosal fibres. This supports the opinion previously expressed that the anterior commissure and corpus callosum are analogous dorsal and ventral commissures supplying respectively the ventro-lateral and dorso-medial portions of the mantle.

The evidence regarding the fornix in the Ophidia is not as yet sufficiently clear to be conclusive, but I believe that further evidence will soon be forthcoming to show that there are true fornix tracts in the reptilian brain.

Leaving out of view the inner olfactory tract, which, according to our present knowledge, is not a commissure but an inner posterior nerve root, the following analysis of the typical cerebral commissures may now be offered:

The anterior commissure consists of two distinct divisions; a posterior, the pars temporalis supplying the temporal region of the mantle; an anterior, this divides into the pars olfactoria which supplies the olfactory lobes, and the pars frontalis which supplies the ventro-lateral portion of the mantle. The corpus callosum consists of an anterior, or frontal division, supplying the dorso-medial portions of the mantle; a posterior division, the commissura cornu ammonis, supplying the mantle area above the cornu ammonis.

According to our present knowledge, the history of the development of these commissures is as follows (compare the conclusions of part I): Anterior commissure. In the Amphibia the main portion of this commissure consists of the united pars frontalis and olfactoria. In the Chelonia and Aves the pars olfactoria, as a distinct tract, is wanting but the pars frontalis is represented by the dorsal portion of the anterior commissure. In the Ophidia, both the pars olfactoria and frontalis are well developed and lie ventral to the pars temporalis. In the mammalia, the pars olfactoria is generally proportional in size with the olfactory lobes. The pars frontalis is complemental in size with the corpus callosum. Thus it is very large in the monotremes and marsupials and gradually diminishes in the higher mammals, with the increase of the corpus callosum.

The size of the pars temporalis is in relation to the backward extension of the hemispheres, or growth of the temporal lobes. Thus as the hemispheres overlap the thalamencephalon, or primary forebrain, more and more, the pars temporalis increases in size. It is

very small in the Amphibia, intermediate in the Chelonia and Ophidia, and large in the birds and mammals (see figs. 11, 21, 17 and 6).

The frontal division of the corpus callosum is well developed in the Amphibia: the presence of the commissura cornu ammonis is doubtful. It appears as if this commissure arises and develops in connection with the overlapping of the thalamencephalon by the hemispheres. In the Chelonia the commissura cornu ammonis is about $^1/_3$ the size of the frontal division and forms a large distinct tract. In other Sauropsida these divisions are also observed. In the birds they are both very diminutive. In the lower mammalia the commissura cornu ammonis is as large, or larger, than the frontal division of the cornu ammonis. Above this group, the frontal division extends rapidly, in distribution area until it greatly surpasses all the other divisions of the cerebral commissures combined.

Explanation of Plate.

Plate XXV.

Illustrating the origin and development of the corpus callosum.

Abbreviations.

bcm commissure above optic chiasma, connecting the region of the peduncles (basilar commissure, MEYNERT?),
cal corpus callosum,
cal' posterior division of the corpus callosum or commissura cornu ammonis,
cbl cerebellum,
chm optic chiasma,
acm anterior commissure,
cor fibres of the corona radiata,
c.st corpus striatum,
fm foramen of Monro,
fmb fimbria hippocampi,
for columnae of the fornix,
hem cerebral hemispheres,
lt lamina terminalis,
olf olfactory lobes,
pch choroid plexus of the lateral ventricles,
pcm posterior commissure,
ped cerebral peduncles,
p.fr pars frontalis of the anterior commissure,

p.ol pars olfactoria of the anterior commissure,
pt pars temporalis of the anterior commissure,
rpn recessus pinealis,
st.gr stratum granulosum of the hippocampal fold,
sul.h hippocampal sulcus,
th optic thalamus,
tr.o optic tracts,
dc third ventricle,
vc ventriculus communis,
prc lateral ventricle.
I olfactory nerve.
II optic nerve.

Tropidonotus natrix.

Fig. 20. Transverse section of the forebrain trough the region of the commissures, × 8. This shows the scattered callosal fibres, in connection with which descend a number of fibres which are probably homologous with the columnae of the fornix.

Fig. 21. Horizontal section in the plane of the anterior commissure, × 8. It shows the three divisions of the anterior commissure.

Anas boschas, var. dom.

Fig. 22. Vertical section through the lamina terminalis, × 8. This shows the structures surrounding the third ventricle. In the roof are the posterior commissure and the walls of the pineal stalk, surrounding the recessus pinealis. The anterior wall is inducted with vascular plexuses, part of which extend into the foramen of Monro. The corpus callosum and anterior commissures have the same relative position to the foramen as in the Reptilia. Above the optic chiasma is a commissure, *bcm* which may by homologous with the basilar commissure of Meynert.

Fig. 23. Transverse section through the forebrain in the plane of the cerebral commissures, × 4. This section shows the distribution of the fibres of the diminutive corpus callosum in the reduced inner mantle of the hemispheres; also of the anterior commissure, passing through the corpus striatum region and scattering into the cortical region of the brain stem. Above the optic tracts and chiasma is shown the basilar commissure (?) in its relation to the cerebral peduncles.

Macropus.

Fig. 24. Transverse section through the forebrain of a specimen 3.6 cm long, from the pouch, × 10. This shows the earliest condition of the corpus callosum bundle and its position close to the anterior commissure. Descending from the faint inner hippocampal fold with it are the fibres of the fornix. Above, it divides into two parts, one, *cal* extending forwards in the inner mantle, the other passing backwards along the hippocampal fold. The vertical diameter of the section

Fig. 20.

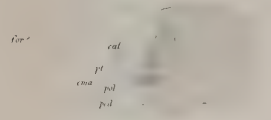


Fig. 21.

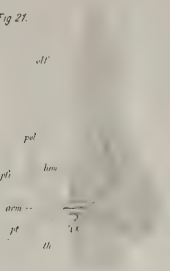


Fig. 22

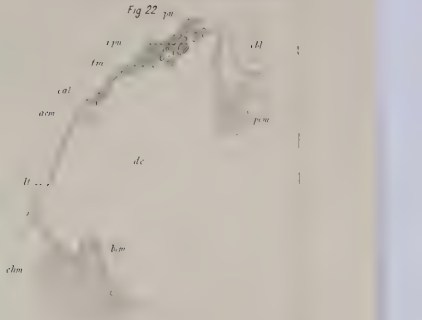


Fig. 23

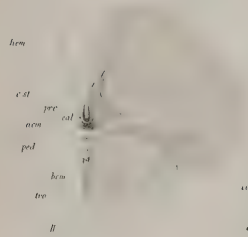


Fig. 24

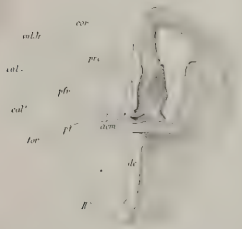


Fig. 25

Fig. 26.

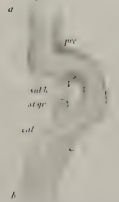


Fig. 26a.

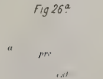


Fig. 27.

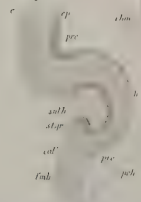


Fig. 27a.

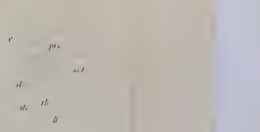
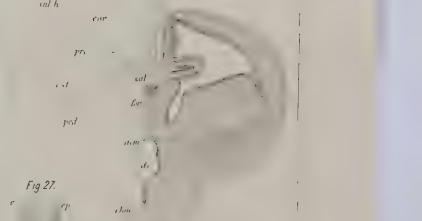


Fig. 28



Verlag von Wilh. Engelmann in Leipzig

is increased by the fact that it is taken somewhat obliquely. The frontal and temporal divisions of the anterior commissure are here shown.

Fig. 25. Transverse section of the brain of a pouch specimen, 4 cm long, × 10. This brain is considerably more advanced than the former and the section passes in front of the pillars of the fornix. The callosal fibres as well as those of the anterior commissure extend well into the dorsal portion of the mantle of the hemispheres. Here the pars frontalis of the anterior commissure is distinct from the pars olfactoria.

Fig. 26 and 26*a*. This is through the inner mantle of the brain of a much more advanced pouch specimen (75 cm) × 10. It is taken some distance in front of the terminal plate in the region shown in the plan, 26*a*. It shows the character of the hippocampal sulcus and the fibres of the slender callosal bundle passing upwards into the mantle.

Fig. 27 and 27*a*. This is a section of the same brain. The plan, 27*a*, shows that it passes through the transverse fissure and comprises the hippocampus and fimbria. The figure is designed to show that the relations of the posterior division of the corpus callosum are exactly similar to those of the anterior division.

Ovis.

Fig. 28. This section is through the brain of an Embryo, 4.9 cm long. It shows the condition of the commissures immediately after the fibres of the corpus callosum have united in the centre. The anterior commissure is a slender but compact bundle. It is widely separated from the corpus callosum, which at this stage consists of fibres loosely uniting the opposed hemispheral surfaces. The fibres cannot be distinctly followed around the hippocampal sulcus. The columnae fornicis are well developed.

Über die Richtungskörper bei Insekteneiern.

Von

Dr. F. Blochmann.

Mit Tafel XXVI u. XXVII.

Durch meine Untersuchungen über die Eireifung bei Ameisen und Wespen [1], wobei ich hauptsächlich die Veränderungen des Eies und speciell auch des Eikernes im Ovarium genauer zu ermitteln strebte, war es höchst wahrscheinlich geworden, dass bei den Insekteneiern eben so wie bei den Eiern anderer Thiere die Bildung von sog. Richtungskörpern vorkommen möchte, da sich ergeben hatte, dass der Eikern der reifen Eier in eine Kernspindel umgewandelt war, welche sich, und zwar in der Theilung weiter fortgeschritten, auch in frisch abgelegten Eiern noch nachweisen ließ.

Ich strebte natürlich danach, diese Verhältnisse weiter zu verfolgen, um so mehr, als in einigen neueren Arbeiten theils sehr eigenthümliche Veränderungen des Kernes beschrieben, theils auch sein vollständiges Verschwinden in den reifen Eiern der Insekten angegeben wurde. Ich wählte dazu Eier von Insekten, die leichter zu beschaffen sind als die von Ameisen und Wespen, nämlich die von *Blatta germanica Fabr.*, von *Aphis aceris L.* und anderen Aphiden, endlich die von *Musca vomitoria L.* Über die Resultate dieser Untersuchungen habe ich bereits berichtet [2]. Es ist mir gelungen,

[1] 1) F. Blochmann, Über eine Metamorphose der Kerne in den Ovarialeiern und über den Beginn der Blastodermbildung bei den Ameisen. Verh. d. naturhist. med. Ver. zu Heidelberg. N. F. Bd. III. pag. 243—246. 1884. — 2) Derselbe, Über die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. Festschrift d. naturhist. med. Ver. zum 500jährigen Jubiläum der Ruperto-Carola. Heidelberg 1886. pag. 143—172.

[2] 3) F. Blochmann, Über die Eireifung bei Insekten. Biol. Centralbl. Bd. VI. pag. 554—559. 1886. — 4) Derselbe, Über die Richtungskörper bei Insekteneiern. Ebenda. Bd. VII. Nr. 4. 1887.

bei den untersuchten Arten nachzuweisen, dass Richtungskörper in derselben Weise gebildet werden, wie wir es bereits für die Eier von Thieren aus fast allen Abtheilungen kennen. Dass die Richtungskörper und die zu ihrer Entstehung führenden Vorgänge bei den Insekten und auch bei den meisten anderen Arthropoden so lange der Beobachtung entgehen konnten, hat seinen Grund nur darin, dass die Eier dieser Thiere meist in Folge ihrer Größe und des massenhaft eingelagerten Dotters vollständig undurchsichtig sind, so dass eine Untersuchung der in Rede stehenden Verhältnisse nur mit Hilfe von tadellosen, in zweckmäßiger Richtung gelegten Schnittserien möglich ist. Dadurch wird die Untersuchung allerdings wesentlich erschwert, da man bei genügender Dünne der Schnitte, schon bei Eiern von mäßigen Dimensionen, wie die von *Musca*, eine recht beträchtliche Anzahl von Schnitten erhält und auch durchmustern muss.

Da über den Gegenstand außer einer weiter unten zu besprechenden Notiz von Will keine Litteratur vorliegt, so gehe ich gleich zur Schilderung der eigenen Beobachtungen über und möchte zunächst Einiges über Fig. 1 bemerken; dieselbe (1 *a*) stellt einen medianen Längsschnitt durch ein reifes Ei von *Pieris brassicae L.* dar. Man bemerkt zunächst am oberen Pol in der peripheren, von Dotterelementen freien Plasmaschicht aufs allerdeutlichste eine Kernspindel. Diese ist in Fig. 1 *b* stärker vergrößert [1] dargestellt und zeigt deutliche achromatische Fasern und eine chromatische Mittelplatte, deren Theile ich bei der Kleinheit des Objekts nicht mit vollständiger Sicherheit feststellen konnte; doch glaube ich, dass es feine zu Schlingen gebogene Fäden sein werden. Das Innere des Eies ist gleichmäßig von Dotterkörpern erfüllt, welche frisch untersucht sehr blass erscheinen und einen Durchmesser von etwa 5—6 μ haben. Durch 1 %ige Essigsäure tritt in denselben ein Netzwerk auf, wie ich es auch für die Ameisen beschrieben habe. Zwischen diesen Dotterkörpern finden sich feine kugelige Körnchen, auf deren wahrscheinliche Bedeutung ich unten noch zurückkommen werde. Um das auffallende Missverhältnis zwischen der Größe des Eies und der des Kernes deutlich zu machen, ist in Fig. 1 *a* der Umriss des

[1] Ich will hier zum Voraus bemerken, dass ich bei keinem der hier untersuchten Objekte eine Polstrahlung auffinden konnte; es soll damit ihr Vorhandensein nicht geleugnet werden, sie wird vielleicht in Folge der Präparation unsichtbar.

ganzen Eies angegeben. Frisch abgelegte Eier von *Pieris* standen mir nicht zur Verfügung; ich konnte darum auch die Bildung der Richtungskörper nicht verfolgen. Nach dem jedoch, was sich bei den übrigen untersuchten Insekten ergeben hat, kann kein Zweifel darüber herrschen, dass solche auch hier vorkommen.

Ich gehe nun zunächst zur Schilderung der Richtungskörperbildung bei Aphiden und bei *Blatta germanica Fabr.* über, da der Vorgang bei diesen Formen in ursprünglicherer Weise verläuft als bei *Musca*.

1. Aphidae.

(Fig. 2—13.)

Ich untersuchte zunächst die befruchteten Wintereier von *Aphis aceris L.*[1], von welcher Art ich Anfang November dieses Jahres eine größere Anzahl Weibchen in Gläsern hielt, wo sie auch alsbald ihre Eier absetzten. Die Eier sind ziemlich groß, länglich, an beiden Enden abgerundet. Eine periphere von Dotter freie, stark körnig erscheinende, mit Karmin sich ziemlich intensiv färbende Plasmaschicht ist vorhanden. Der Dotter besteht aus kleinen, kugeligen, sehr stark lichtbrechenden Körperchen, die an den konservirten Eiern keine Struktur zeigen. Zwischen den Dotterelementen finden sich schon in den reifen Ovarialeiern eine Anzahl Protoplasmainseln, die sich eben so wie die periphere Schicht ziemlich intensiv färben (cf. die Figuren). Der Kern liegt in jungen Eiern in der Mitte der den vorderen und hinteren Eipol verbindenden Achse. Bei Eiern, die ihre definitive Größe erreicht haben und der vollständigen Reife nahe sind, rückt der Kern an die Oberfläche und liegt dann hier in der Mitte der Längsseite (Fig. 2); er ist ziemlich groß bläschenförmig und enthält einen oder zwei größere und eine Anzahl sehr kleiner Nucleolen, die sich wenig oder gar nicht färben. Außerdem finden sich noch feinste färbbare Körnchen. Bei ganz reifen Eiern, die wie gewöhnlich Chorion und Dotterhaut besitzen, trifft man an Stelle des bläschenförmigen Kerns eine Kernspindel, den ersten Richtungs-

[1] Die Linné'sche Art *Aphis aceris* ist jetzt in drei Arten zerlegt. Ich konnte leider eine genauere Bestimmung der mir zur Untersuchung dienenden Thiere nicht mehr vornehmen, da ich keine Weibchen mehr hatte, als mir die betr. Arbeit von H. F. Kessler, Die Entwicklungs- und Lebensgeschichte von Chaetophorus aceris etc. (Nova Acta Bd. LI. Nr. 2), zu Gesicht kam.

amphiaster. Fig. 3 zeigt dies auf einem Querschnitt, da es vortheilhafter ist, Eier, bei denen der Kern nicht am oberen Pol, sondern an der Längsseite liegt, auf Querschnitten zu untersuchen. Das jüngste abgelegte Ei, was mir zu Gesicht kam, zeigte das in Fig. 4 dargestellte Verhalten, der Richtungsamphiaster hat sich getheilt und über der äußeren Tochterkernplatte beginnt eine kleine Kuppe von farblosem Protoplasma sich hervorzuwölben. Dieser Process schreitet weiter (Fig. 5). Die Protoplasmakuppe schnürt sich ab und bildet so den ersten Richtungskörper (*Rbl*$_1$ Fig. 6). Bald darauf bildet sich aus der im Ei zurückbleibenden Kernhälfte der zweite Richtungsamphiaster (Fig. 7), der dem zweiten Richtungskörper in derselben Weise, wie für den ersten angegeben, den Ursprung giebt (Fig. 8). Die beiden Richtungskörper liegen dicht an einander gedrängt in einer leichten Einsenkung der Oberfläche des Eies und sind hier noch mit Leichtigkeit bis zur Blastodermbildung nachweisbar (Fig. 9). In dem ersten Richtungskörper glaubte ich manchmal eine Kernplatte wahrzunehmen (Fig. 8), was auf eine nachfolgende Theilung derselben hinweisen würde. Durch die unten zu schildernden Ergebnisse bei *Musca vomitoria L.* erscheint eine solche Theilung nicht gerade unmöglich. Ich habe jedoch nie mit Sicherheit drei getrennte Richtungskörper gefunden, was jedenfalls darauf hinweist, dass eine solche Theilung gewöhnlich unterbleibt.

Ich will noch hervorheben, dass ich sowohl an der Oberfläche des Eies, als auch im Inneren desselben Spermakerne auf das deutlichste beobachtet habe. Ich habe keine Abbildung davon gegeben, weil ich sie aus Mangel an Material nicht genauer verfolgen konnte und weil man außerdem wohl annehmen kann, dass sich kaum eine Abweichung von dem Befruchtungsvorgang bei *Musca*, wo ich ihn eingehender schildern werde, ergeben wird.

Es lag natürlich sehr nahe im Anschluss an diese Resultate auch die Eier der viviparen Aphiden einer Untersuchung zu unterziehen, um so mehr als auch in den neuesten Arbeiten über Entwicklung der viviparen Aphiden von Brass[1], Will[2], Witlaczil[3] angegeben wird, dass Richtungskörper nicht gebildet würden. Da ich wegen vorge-

[1] A. Brass, Das Ovarium und die ersten Entwicklungsstadien des Eies der viviparen Aphiden. Zeitschr. f. Naturw. Halle. Bd. LV. pag. 359—375. 1882.

[2] L. Will, Zur Bildung des Eies und des Blastoderms der viviparen Aphiden. Arbeit. a. d. zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. VI. pag. 1—42. 1883.

[3] E. Witlaczil, Entwicklungsgeschichte der Aphiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XL. pag. 559—696. 1884.

rückter Jahreszeit im Freien keine viviparen Blattläuse mehr erhalten konnte, so benutzte ich eine nicht näher bestimmte Art, die sich in den Warmhäusern des hiesigen botanischen Gartens hauptsächlich auf *Ipomoea rubro-coerulea Hook.* in größerer Zahl vorfand und außerdem noch einige Exemplare von *Forda formicaria Heyd.*, die ich vor zwei Jahren in einem Nest von *Lasius flavus Fabr.* gefunden und konservirt hatte.

Von der ersten Art untersuchte ich ganz junge, eben ausgeschlüpfte Thiere, bei denen leicht junge Eier zu finden waren. Es zeigte sich alsbald, dass auch hier Richtungskörper gebildet werden. Fig. 10 stellt einen Längsschnitt durch das obere Ende einer Eiröhre dar. Das zunächst hinter dem Endfach gelegene Ei zeigt ganz deutlich einen Richtungsamphiaster (A_1) und in allen älteren Eiern sogar, wenn die Entwicklung des Embryo schon ziemlich weit fortgeschritten ist, lässt sich stets mit voller Sicherheit ein Richtungskörper nachweisen (Fig. 11 und 12). Derselbe liegt genau so wie bei den Wintereiern von *Aphis aceris L.*, also an der Mitte der Langseite, etwas in die Oberfläche des Eies eingesenkt. Er besteht aus etwas hyalinem Plasma mit intensiv sich färbendem, homogen erscheinendem Kern. Nur in seltenen Fällen trifft man statt des einfachen Kernes zwei, vielleicht auch drei Chromatinkörnchen in dem Richtungskörper an, was wohl von einer unvollständigen Verschmelzung der Kernplattenelemente herkommt. Ein ausgezeichnetes Material für diesen Zweck ist *Forda formicaria.* Fig. 13 ist nach einem besonders günstigen Präparat gezeichnet, wo in zwei neben einander liegenden Eiröhren eines noch im Mutterthier befindlichen weit entwickelten Embryo ein Ei längs und das andere quer geschnitten ist, so dass man in beiden mit voller Deutlichkeit den Richtungskörper sehen kann. Besonders hervorheben will ich noch, dass ich stets nur einen Richtungskörper gefunden habe im Gegensatz zu den befruchteten Eiern der drei anderen Insektenarten, wo sich mit derselben Konstanz zwei resp. drei Richtungskörper oder Kerne finden.

Dass Witlaczil, eben so wie die älteren Beobachter der Aphidenentwicklung den Richtungskörper übersehen hat, darf nicht so sehr befremden, da er seine Untersuchungen an frischem oder mit Essigsäure behandelten Material, nicht aber an gefärbten Schnitten angestellt hat. Trotzdem glaube ich mit ziemlicher Sicherheit behaupten zu können, dass er ihn bemerkt hat. Denn in seiner Fig. 9 *A*, die ein Ei mit 16 Kernen darstellt, zeichnet er am rechten Seitenrand,

in die Oberfläche eingesenkt, ein Körperchen, was ich nach meinen Erfahrungen für den Richtungskörper erklären muss.

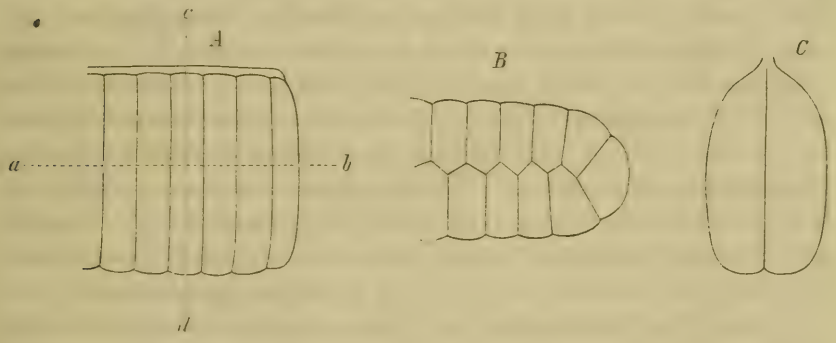
Unverständlich erscheint, wie Brass und Will den Richtungskörper übersehen konnten, da sie beide ihre Unterscheidungen an Schnitten und mit ausgezeichneten Systemen anstellten.

Dadurch nun, dass sowohl die auf parthenogenetischem Wege sich entwickelnden, als auch die der Befruchtung bedürftigen Eier der Aphiden in gleicher Weise Richtungskörper bilden, ist ein weiterer Beweis für ihre Identität gebracht, wenn überhaupt ein solcher noch nöthig wäre.

2. Blatta germanica Fabr.

(Fig. 14—25.)

Die Eier von *Blatta germanica Fabr.* werden in größerer Zahl und regelmäßiger Anordnung durch eine gemeinsame in der Vulva gebildete Hülle — den sog. Kokon vereinigt.



In diesem Kokon[1] sind sie in zwei alternirenden Reihen eng an einander gedrängt, so dass ihre Längsachse senkrecht zu der

[1] Vgl. über die Bildung des Kokons die Schilderung, welche H. Kadyi, Beitrag zur Kenntnis der Vorgänge beim Eierlegen der Blatta orientalis (Zool. Anz. 1879. pag. 632—636), für *Periplaneta orientalis L.* giebt, und womit die von mir bei Blatta beobachteten Verhältnisse vollständig übereinstimmen. Bemerken möchte ich nur, dass, während der Kokon noch nicht fertig ist, die Naht desselben nach der Dorsalseite sieht. Bald nachdem das letzte Ei eingereiht und die Hülle des Kokons vollendet ist, macht derselbe eine Drehung von 90°, so dass jetzt die Naht rechts steht. In dieser Stellung wird der Kokon noch lange Zeit vom Mutterthier umhergetragen. Die Zahl der in einen Kokon abgelegten Eier ist sehr wechselnd, während sie bei *Periplaneta* stets 16 betragen soll.

des Kokons steht. Auf einem in der Richtung *ab* (Fig. A) geführten Längsschnitt durch den Kokon zeigt sich, dass der Querschnitt der Eier nicht mehr kreisförmig ist, sondern fünfeckig, wobei eine vorspringende Ecke nach der Mitte zugekehrt ist, während die langen Seiten, in denen die Eier derselben Reihe an einander stoßen, einander parallel sind. Eine Ausnahme davon machen nur die an den Enden des Kokons gelegenen Eier, wie sich leicht aus der Fig. B ergiebt. Ein Schnitt in der Richtung *cd* (Fig. C) ergiebt, dass die nach innen gewandte Kante der Eier gerade, ihre nach außen gekehrte Rückenfläche dagegen gewölbt ist, so dass das ganze Ei etwa eine schnitzförmige Gestalt besitzt. Sehr wichtig ist nun, dass die Eier auch in so fern regelmäßig angeordnet sind, als ihre (in der Eiröhre) oberen Pole (an welchen das Kopfende des Embryo entsteht) alle nach derselben Seite, nämlich nach der Naht des Kokons gerichtet sind und dass der Keimstreif stets an der nach innen gekehrten Seite entsteht, also sich schon an dem frisch abgelegten Ei mit Sicherheit bestimmen lässt, wo die verschiedenen Körperregionen des Embryo auftreten werden, was, wie wir bald sehen werden, von nicht zu unterschätzender Bedeutung ist. Auf dem Querschnitt ergiebt sich auch in der Anordnung der Dotterelemente bereits ein ausgesprochen bilateraler Bau des Eies (Fig. 25). Es finden sich nämlich zweierlei Dotterelemente, die sich durch ihre Struktur und ihr Verhalten gegen Farbstoffe, speciell Boraxkarmin unterscheiden. Die Hauptmasse des Dotters (D_2 Fig. 25) erscheint auf dem Querschnitt etwa als gleichschenkliges Dreieck, das seine unpaare (kurze) Seite nach außen, seine Spitze der Mitte zu kehrt. Diese Dottermasse besteht aus durch gegenseitigen Druck polygonal abgeplatteten Körpern, deren Umrisse besonders an den peripheren Partien deutlich sind, während sie in der Mitte des Eies mehr oder weniger zusammenfließen. In den peripheren Regionen zeigen diese Körper eine feine Granulirung ihrer Substanz, während sie im Inneren des Eies vollständig homogen erscheinen. Sie färben sich bei der gewöhnlichen Behandlung mit Boraxkarmin ziemlich intensiv. Umgeben wird diese Dottermasse von einer Zone D_1 von ebenfalls polygonalen Elementen, die jedoch überall deutlich unter sich und von den Elementen D_2 sich abgrenzen. Sie zeigen eine grob netzige Struktur (vgl. die Figuren) und färben sich mit Boraxkarmin nur ganz wenig. Diese Zone des Dotters D_1 hat ihre größte Dicke über der Spitze des von dem anderen gebildeten Dreiecks und nimmt nach den Seiten zu ab, um in der Mitte der Rückseite

wieder etwas an Mächtigkeit zu gewinnen. Dieser blasse Dotter bildet also einen kontinuirlichen Mantel um den anderen. Wie jedoch die Figuren zeigen, finden sich längs der ganzen Eioberfläche zwischen die blassen Dotterkörper eingelagert einzelne stärker färbbare Elemente des Dotters D_2 oder auch kleine Gruppen von solchen.

Wenn nun auch diese Vertheilung des Dotters an jedem Querschnitt sofort in die Augen fällt, so ergiebt doch die genauere Untersuchung, dass beide Dotterarten wohl nicht scharf von einander geschieden sind, da man zwischen homogenen Körpern und solchen mit grobnetziger Struktur auch Übergangsformen auffindet, so dass wahrscheinlich die homogenen aus den anderen hervorgehen. Ich schließe dies zunächst aus meinen Befunden bei den Ameisen, da ich bei *Blatta* bis jetzt die Eientwicklung noch nicht untersucht habe.

Unregelmäßig durch beide Dotterarten verbreitet finden sich zahlreiche größere und kleinere Fetttropfen (z. B. Fig. 14 *F*), die an den Präparaten als Hohlräume erscheinen, da das Fett durch die Behandlung mit Chloroform, Terpentinöl etc. aufgelöst wird.

Bemerkenswerth ist weiter, dass die periphere von Dotter freie Plasmaschicht, wie sie bei vielen anderen Insekteneiern bekannt ist, hier nur sehr wenig entwickelt ist, so dass man sogar zu der Ansicht kommen kann, sie fehle vollständig. Bei genauer Untersuchung jedoch findet man eine solche, sie tritt besonders an der im Kokon nach außen gekehrten Rückseite des Eies auf; ist aber auch sonst zu bemerken, besonders an den Stellen, wo zwei ganz oberflächlich gelagerte Dotterkörper zusammenstoßen, da sie hier auf den Schnitten häufig in Gestalt eines kleinen Dreiecks zwischen dieselben eindringt. Im Inneren des Eies zwischen den einzelnen Dotterkörpern lässt sich kein Plasmanetz erkennen, wie bei anderen Insekteneiern, sondern die einzelnen Dotterpolyeder scheinen sich direkt an einander zu legen. Ich glaube jedoch, dass man trotzdem ein Plasmanetz zwischen denselben annehmen kann, welches eben nur so fein ist, dass es auf den Schnitten nicht erkennbar wird. Das Erkennen der äußeren Plasmaschicht wird noch dadurch erleichtert, dass in dieselbe über die ganze Oberfläche des Eies hin kleine stäbchenförmige Körperchen[1] eingelagert sind, welche sich mit Boraxkarmin

[1] Diese Stäbchen besitzen eine Länge von 6—8 μ. Es sind jedenfalls ähnliche Gebilde, wie ich sie bereits von den Ameisen l. c. beschrieben habe. Sie finden sich in etwa derselben Größe und derselben Anordnung auch bei den Eiern von *Periplaneta orientalis* und es muss wirklich auffallend erscheinen,

ziemlich intensiv färben, und da, wo die Plasmaschicht dicker ist, auch in größerer Menge vorkommen (cf. die Figuren *St*). Der Kern des Eies liegt ganz nahe der Oberfläche, etwa in der Mitte der Rückseite, und ist schon in den reifen Ovarialeiern zu dem ersten Richtungsamphiaster umgewandelt (Fig. 14). Er findet sich auch in frisch abgelegten Eiern, auf welche die hier gegebene Beschreibung sich zunächst bezieht. Dieselben Strukturverhältnisse sind jedoch auch schon an den reifen, noch in der Eiröhre befindlichen Eiern aufzufinden. Bemerken möchte ich hier noch, dass ich nur eine Eihülle habe auffinden können (Fig. 14), so viel sich auf den Querschnitten entscheiden lässt scheint sie aus zwei Blättern zu bestehen, die durch zahlreiche Querbalken mit einander verbunden sind. Bei den in den Kokon eingelagerten Eiern ist die Eihülle fest mit der Wand des Kokons verbunden, so dass es nicht möglich ist, die letztere zu entfernen ohne die erstere zu zerreißen. Darum hebt sie

---

dass sie bei diesen so oft untersuchten Insekten bisher übersehen worden sind. Untersucht man eine Eiröhre von der einen oder der anderen Art, so findet man in den jüngsten Eiern noch keine Stäbchen. In etwas älteren treten sie dann auf und zwar in geringer Zahl und oberflächlich gelagert.

Im Epithel der Eiröhre, wie bei den Ameisen, habe ich sie bis jetzt noch nicht gefunden. In den heranwachsenden Eiern vermehren sie sich durch Zweitheilung ganz so, wie ich es für *Camponotus* speciell beschrieben habe und bilden dann eine mehrfache Lage unter der Oberfläche des Eies. Wenn die Dotterbildung beginnt, scheint ihre Vermehrung aufzuhören oder jedenfalls nicht mit der Oberflächenvergrößerung des Eies gleichen Schritt zu halten, denn in dem reifen Ei bilden sie keine kontinuirliche Lage mehr, wie die Figuren zeigen, sondern liegen einzeln und nur da und dort in Gruppen zusammen.

Ich habe in meiner Arbeit über die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen pag. 160 die Vermuthung ausgesprochen, dass solche Körper bei Insekten in weiterer Verbreitung vorkommen möchten und dass man sie bisher in vielen Fällen wohl desshalb übersehen hat, weil sie kugelig und sehr klein sind. Die Untersuchungen an den Eiern von *Pieris* und *Musca* scheinen dies zu bestätigen, denn bei diesen sind ebenfalls solche Körperchen vorhanden, nur sind sie eben kugelig, wie bei *Vespa* und wahrscheinlich noch bei vielen anderen Insekten.

Weismann* hat sie bereits beobachtet, er sagt pag. 160: »Außerdem (d. h. außer den größeren Dotterkugeln) enthält der Dotter eine Menge blasser Molekel von unmessbarer Kleinheit.« — —

Jedenfalls dürfen wir jetzt mit Bestimmtheit erwarten, dass durch weitere Untersuchungen eine große Verbreitung dieser Körperchen nachgewiesen werden wird, welche wahrscheinlich bei der Entwicklung des Eies keine unwichtige Rolle spielen. Ich hoffe in Bälde Weiteres über sie berichten zu können.

* A. Weismann, Entwicklung der Dipteren im Ei. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIII. 1863. pag. 107—220.

sich beim Härten der Eier, wobei sich der Eikörper zusammenzieht, von diesem ab. Wenn eine zweite Hülle vorhanden wäre, so müsste sie dabei gewiss sichtbar werden. Für das Studium der Richtungskörperbildung ist *Blatta germanica* ein ausgezeichnetes Objekt, weil man alle auf einander folgenden Stadien des Vorgangs in richtiger Reihenfolge neben einander hat, sobald man einen eben vollendeten oder besser noch nicht vollendeten Kokon abtödtet und in Querschnitte zerlegt.

Ich beginne die Schilderung mit einer Beschreibung des Kernes im reifen Eierstockei. Fig. 14 stellt einen kleinen Theil eines Querschnittes durch ein solches dar. Man sieht nahe dem Rande, in feinkörniges Plasma eingelagert die Äquatorialplatte des ersten Richtungsamphiasters. Die achromatischen Fasern waren eben so wie bei den Präparaten von *Musca* nirgends mit voller Deutlichkeit sichtbar, was auffallend erscheint, da sie bei anderen Insekten, z. B. gerade bei *Pieris*, sehr deutlich sind. Voraussichtlich wird dies jedoch mit der Konservirung zusammenhängen.

Fig. 15 stellt den entsprechenden Schnitt durch das letzte Ei eines nicht vollendeten Kokons dar, welches den Kern noch genau in demselben Entwicklungsstadium zeigt. Auffallend erscheint hierbei, dass die Kernplattenelemente ganz deutlich eine Spaltung senkrecht zur Längsachse der Spindel zeigen, was auch bei dem zweiten Richtungsamphiaster eben so auftritt[1]. In einzelnen Präparaten hatten sich die Theilstücke nochmals in zwei Theile gespalten, so dass jedes Kernplattenelement aus vier Kügelchen zu bestehen schien. Überhaupt scheinen ja die Insekten oder überhaupt die Arthropoden für das Studium der Kerntheilung in mancher Beziehung günstige Objekte zu liefern, weil in vielen Fällen nicht so komplicirte Schlingenbildungen auftreten wie bei den Zellen der höheren Thiere. Vgl. dafür besonders die schönen Untersuchungen von Carnoy[2]. In der Umgebung des Kernes sind in der oberflächlichen Plasmaschicht die Stäbchen besonders zahlreich (Fig. 14, 15). In Fig. 16 hat sich die Theilung der Kernplatte vollzogen und die beiden Tochter-

[1] Ich bemerke hier nochmals, was ich in meiner früheren Arbeit schon hervorhob, dass ich auf solche feinste Strukturverhältnisse keinen allzu großen Werth legen möchte, da ja durch die in mancher Beziehung nicht gerade schonende Behandlung der Objekte Veränderungen eintreten mögen, die zu kontrolliren nicht möglich ist.

[2] J. B. Carnoy, La cytodiérèse chez les Arthropodes; la Cellule, t. I. 1885.

platten sind schon weit aus einander gerückt, wobei jedoch die einzelnen Chromatinelemente näher zusammentreten. Noch deutlicher tritt dies in Fig. 17 hervor, wo auch über dem in Theilung befindlichen Kern schon eine dicke Stäbchenlage erscheint. Bei dem in Fig. 18 dargestellten Ei hat sich der erste Richtungskörper *Rbl*$_1$ bereits abgeschnürt und liegt als eine ziemlich ansehnliche Zelle in einer leichten Einsenkung der Eioberfläche. Sein Plasma ist dicht mit den eigenthümlichen Stäbchen erfüllt und sein Kern erscheint als solides Körperchen, an dem man nur selten noch die einzelnen Theile, aus denen es verschmolzen ist, wahrnehmen kann. Im Ei liegt dicht hinter dem Richtungskörper die andere Hälfte der Kernplatte, bei der ebenfalls kaum noch die Zusammensetzung aus einzelnen Theilen erkennbar ist. In Fig. 19 hat sich aus ihr der zweite Richtungsamphiaster gebildet, der im Wesentlichen mit dem ersten übereinstimmt. Fig. 20 zeigt etwa dasselbe Stadium, nur steht die Achse der Spindel senkrecht zur Schnittfläche, so dass man die Äquatorialplatte ganz übersehen kann. Fig. 21 zeigt, dass auch der zweite Amphiaster sich genau unter denselben Erscheinungen theilt wie der erste und so dem zweiten Richtungskörper *Rbl*$_2$ den Ursprung giebt. Auch dieser enthält in seinem Plasma eine Menge von Stäbchen. Die beiden Richtungskörper liegen gewöhnlich über einander, so dass sie nur selten alle beide auf einem Schnitt erscheinen. Mehr wie zwei Richtungskörper habe ich nie beobachtet, so dass also eine Theilung des ersten nicht vorzukommen scheint.

Jetzt nimmt der im Ei zurückgebliebene Rest des Kernes, der ♀ Pronucleus, die gewöhnliche Bläschengestalt an und verlässt seinen Platz. Er wandert nun unter allmählicher Größenzunahme von der (im Kokon nach außen gelegenen) Rückseite des Eies quer durch den Dotter hindurch nach der Innenseite, wo er in dem hellen Dotter seine definitive Lage erreicht. Die punktirte Linie in Fig. 25 giebt ungefähr den zurückgelegten Weg an; Fig. 23 zeigt den Anfang dieser Wanderung; in Fig. 25 hat der Kern fast seinen definitiven Platz etwa hinter der Spitze, also in der Medianebene des Eies erreicht. Auf dieser Wanderung nimmt der Kern nicht nur an Größe zu, sondern es tritt auch allmählich deutlicher und deutlicher seine Struktur hervor. Man unterscheidet ein feines intensiv gefärbtes Netzwerk in einer weniger gefärbten Grundsubstanz (Kernsaft?). Hier weisen meine Beobachtungen in so fern eine Lücke auf, als es mir nicht gelungen ist, mit Sicherheit einen Spermakern aufzufinden: so bin ich auch nicht im Stande zu sagen, wo etwa die Verschmelzung

beider stattfinden muss, ob an der Rückseite des Eies, oder erst, wenn die Wanderung nach innen vollzogen ist. Ich möchte jedoch vermuthen, dass das Zusammentreffen beider Kerne im Beginn der Wanderung stattfindet, denn hier habe ich in einem Ei besondere Strukturverhältnisse am Kern beobachtet, auf die ich jedoch hier nicht eingehen will, da ich sie vor der Hand noch nicht deuten kann und da vielleicht auch nur ein zufälliges Verhalten vorliegt. Sobald der Eikern seinen Platz am vorderen Ende des dunklen Dotters erreicht hat, theilt er sich, und zwar fällt die Achse der Spindel etwa mit der Längsachse des Eies zusammen. Ich will hier zum Überfluss noch ausdrücklich bemerken, dass diese und alle anderen Theilungen nur auf indirektem Wege stattfinden. Das Chromatin scheint jedoch von jetzt ab eine etwas komplicirtere Anordnung einzunehmen als bei den Richtungsamphiastern.

Es werden also nach dem Gesagten auch bei den Eiern von *Blatta germanica* typische Richtungskörper gebildet.

Dasselbe bildet aber auch für die Feststellung einiger allgemeineren Verhältnisse ein vorzügliches Objekt. Wir sahen schon, dass durch die Vertheilung des Dotters, die Lage des Kernes und auch durch die äußere Gestalt des in den Kokon eingereihten Eies ein bilateraler Bau unverkennbar hervortrat. Weiter steht fest, dass der Keimstreif stets an der nach innen gekehrten Seite des Eies auftritt; daraus folgt unmittelbar, dass die Austrittsstelle der Richtungskörper an der späteren Rückseite des Embryo stattfindet, wodurch sich eine erwünschte Übereinstimmung mit den übrigen Thieren ergiebt. Weiter zeigt die Untersuchung von Kokons, die reife Embryonen enthalten, dass stets der Kopf derselben nach der Naht des Kokons zugewandt ist, wenn nun die erste Theilung des Eikernes stets in der oben angegebenen Weise verläuft, so wird hier durch diese erste Theilung schon Vorn und Hinten des zukünftigen Embryo bestimmt. Es zeigt sich also auch darin volle Übereinstimmung mit den bei den Eiern anderer Thiere festgestellten Verhältnissen [1].

Für die Blastodermbildung und die späteren Entwicklungserscheinungen sind meine Beobachtungen noch zu unvollständig, so dass ich auf eine Darstellung derselben verzichte.

---

[1] Vgl. darüber A. Rauber, Furchung- und Achsenbildung bei den Wirbelthieren. Zool. Anz. 6. Jahrg. pag. 461—466. 1883. — Derselbe. Über die Bedeutung der ersten Furchen des Eies. Ber. d. 57. Vers. deutscher Naturf. u. Ärzte. Magdeburg 1884. pag. 196—197.

3. Musca vomitoria L.

(Fig. 25—50.)

Musca vomitoria L. war das erste Objekt, an dem ich die Entstehung der Richtungskörper untersuchte, und ich hatte dabei Anfangs mit großen Schwierigkeiten zu kämpfen, denn wenn auch das Typische des Vorganges, nämlich die Bildung der beiden Richtungsamphiaster in vollständiger Reinheit sich erhalten hat, so ist das Schicksal der Kerne, welche bei den bisher betrachteten Insekten, wie bei den meisten anderen Thieren in den Richtungskörpern sofort aus dem Ei austreten, hier ein anderes, da sie noch verhältnismäßig lange Zeit im Eikörper selbst liegen bleiben, gewissermaßen als Fremdkörper, um schließlich doch noch, nur in etwas anderer Weise, ausgestoßen zu werden.

Das Ei des uns hier beschäftigenden Thieres ist ein zu bekanntes Objekt, als dass ich hier eine ausführliche Beschreibung desselben zu geben nöthig hätte. Ich will nur hervorheben, dass eine periphere, von Dotter freie Schicht leicht erkennbar ist, dass die kugeligen verhältnismäßig kleinen Dotterkörper in ein deutlich erkennbares Plasmanetz eingelagert sind und dass sich zwischen denselben ebenfalls in diesem Plasmanetz die kleinen schon oben erwähnten Körnchen in großer Menge finden, die möglicherweise den Stäbchen in den Eiern von *Camponotus ligniperda Latr.*, *Formica fusca L.*, *Blatta germanica Fabr.* und *Periplaneta orientalis L.* entsprechen.

Wie ich schon an anderem Orte entgegen den Angaben Stuhlmann's[1] hervorgehoben habe, ist auch in den reifen Eiern von *Musca* stets ein Kern vorhanden. Derselbe liegt an der Längsseite des Eies und zwar, so viel ich feststellen konnte, an der konkaven, die der Rückseite des Embryo entspricht, ca. $^1/_4$ bis $^1/_3$ der Gesammtlänge hinter dem vorderen Pol.

Auf den ersten Blick erscheint der Kern als ein intensiv gefärbtes, homogenes, etwa ovales Körperchen. Die genauere Untersuchung mit starken Systemen zeigt jedoch deutlich, dass fädige Differenzirungen etwa parallel seinem größten Durchmesser vorhanden sind (Fig. 26); man darf also wohl nach Analogie der übrigen von mir untersuchten Eier annehmen, dass die Umwand-

[1] F. Stuhlmann, Die Reifung des Arthropodeneies. Ber. der naturforsch. Ges. zu Freiburg i. B. Bd. I. pag. 1—128. 1886.

lung zum Richtungsamphiaster bereits begonnen hat, wenn sie vielleicht auch noch nicht so weit fortgeschritten ist wie bei den anderen untersuchten Arten. Dieselben Verhältnisse zeigen auch die frisch abgelegten Eier.

Sehr bald jedoch tritt der Richtungsamphiaster aufs deutlichste hervor (Fig. 27, 28). In beiden Figuren ist der Kern sehr in die Länge gestreckt und zugleich stark verschmälert und die chromatischen Fäden sind sehr deutlich; sie lassen stets wie auch in späteren Stadien noch eine Zusammensetzung aus feinsten Körnchen deutlich erkennen. Achromatische Fasern habe ich bei diesen ersten Theilungen nicht beobachtet: bei der Theilung der Blastodermzellen jedoch sieht man häufig jederseits der Kernplatte einen blassen, meist homogen erscheinenden, nur selten eine Andeutung von Streifung zeigenden Kegel, der wohl den durch die Präparation undeutlich gewordenen Spindelfasern entspricht. Der Richtungsamphiaster ist jetzt, wie auch später stets von einem Hof dotterfreien Plasmas umgeben.

Fig. 29 zeigt die vollendete Theilung des ersten Richtungsamphiasters.

Bei frisch abgelegten Eiern finden sich dann ein oder manchmal auch mehrere Spermakerne im Dotter. Dieselben dringen, wie es scheint, gewöhnlich nicht an der Spitze des Eies, sondern etwas hinter derselben ein und liegen stets in von Dotter freiem Plasma. Man kann meist mit Leichtigkeit den ganzen Weg des Spermatozoons von dem Punkt des Eintritts an der von ihm zurückgelassenen Plasmastraße verfolgen (Fig. 30). Ähnliches habe ich auch bereits bei *Formica fusca* beobachtet und abgebildet (cf. l. c. 2. Fig. 14 *sp*). Wie bemerkt, finden sich öfter zwei, manchmal auch drei Spermatozoen im Dotter. Zwei sind z. B. in dem in Fig. 32 dargestellten Ei vorhanden. Jede der aus der Theilung des ersten Richtungsamphiasters hervorgegangenen Tochterkernplatten theilt sich sofort noch einmal, so dass man in etwas älteren Eiern zwei Kernspindeln hinter einander findet (Fig. 31 und 32).

Die nach innen (nach dem Centrum des Querschnittes zu) gelegene Spindel entspricht dem zweiten Richtungsamphiaster, die äußere dem sich theilenden Kern des ersten Richtungskörpers. Die am meisten nach innen gelegene Hälfte des zweiten Richtungsamphiasters stellt den ♀ Pronucleus vor. Dieser wandert nun als kleines, längliches, solid erscheinendes Körperchen zwischen den Dotterkörpern hindurch, direkt nach innen, um hier mit dem Spermakern zu kopu-

liren. Ich habe keinen weiteren Werth darauf gelegt, diese Verschmelzung genauer zu verfolgen, da es überhaupt nicht bezweifelt werden wird, dass sie stattfindet und da einem genaueren Studium durch die Ungunst des Materials zu große Schwierigkeiten bereitet werden. In zwei Eiern habe ich jedoch Verhältnisse beobachtet, die man wohl als der Verschmelzung direkt vorhergehende Stadien auffassen kann. Fig. 34 zeigt das eine Ei im Längsschnitt, Fig. 38 das andere im Querschnitt. In beiden sieht man in der Mitte des Eies von einem Plasmahof umgeben zwei kleine Kerne nahe zusammenliegen, welche man wohl am natürlichsten für den ♀ und ♂ Pronucleus halten wird. Als erste Theilung des Eikernes kann man die Bilder wohl nicht auffassen, weil, wie ein Blick auf die späteren Figuren zeigt, bei Theilungen die Tochterkernplatten stets sofort weit aus einander rücken. Mir erscheint diese Deutung der Befunde am natürlichsten. Ich lege jedoch gar keinen weiteren Werth darauf, da die Sache für das in Rede stehende Thema ohne jede Bedeutung ist.

Wir kehren darum zur Betrachtung der übrigen drei aus der doppelten Theilung des Eikernes hervorgegangenen Kerne zurück. Diese bleiben an der ursprünglich von dem Eikern eingenommenen Stelle in einer Ansammlung von dotterfreiem Plasma liegen und nehmen zunächst die auch später bei den Blastodermkernen häufig zu beobachtende Struktur an. Sie werden bläschenförmig und lassen in dem ungefärbten, von Kernsaft erfüllten Hohlraum einige chromatische Fädchen erkennen (Fig. 34 und 35). Zugleich rücken sie näher zusammen und nähern sich der Oberfläche des Eies. In diesem Zustande verharren sie nicht lange, sondern sie verlieren wieder die Bläschengestalt und ihre chromatische Substanz ballt sich zu je einem unregelmäßig gestalteten Klümpchen zusammen, das meist deutlich eine Zusammensetzung aus feinsten Körnchen erkennen lässt. Gleichzeitig rücken sie noch näher zusammen und werden nun von einer Vacuole des dotterfreien, mit der oberflächlichen Schicht zusammenhängenden Plasmas umschlossen. Dieses Stadium zeigt Fig. 36; es sind jedoch der Deutlichkeit wegen nur zwei Richtungskerne eingezeichnet; der dritte liegt etwas tiefer und zwischen den beiden angegebenen. Bald verschmelzen die drei Richtungskerne zu einem Klumpen (Fig. 37, 38 und fgd.), welchen ich der Kürze wegen Richtungskernmasse nennen will. Diese Richtungskernmasse ist stets von einer Vacuole umschlossen und erhält sich in dieser Weise lange, um schließlich aus dem Ei ausgestoßen

zu werden. Da diese Ausstoßung erst kurze Zeit vor der vollständigen Ausbildung des Blastoderms stattfindet, so ist es nöthig, die der Blastodermbildung vorhergehenden Entwicklungsstadien in Kürze zu betrachten.

Die ersten aus der Theilung des Furchungskernes hervorgehenden Kerne liegen etwa in der Achse des Eies und zwar ungefähr zwischen der Stelle, die der Eikern ursprünglich eingenommen hat und wo jetzt die Richtungskernmasse liegt und dem hinteren Eipol. Sobald jedoch die Kernvermehrung etwas weiter fortgeschritten ist, ordnen sich dieselben im Ei so an, dass sie auf dem Querschnitt etwa einen Kreis, in Wirklichkeit also einen Cylindermantel bilden (Fig. 39 und 40). Dabei ist jeder Kern, wie auch von anderen Insekten bekannt, von einem ziemlich ansehnlichen Hof von dotterfreiem Plasma umgeben, welcher jedoch überall mit dem zwischen den Dotterkörpern sich findenden Plasmanetz in Zusammenhang steht, so dass alle diese Zellen zusammen eigentlich ein Syncytium bilden. Der Kürze wegen möge es jedoch gestattet sein, die Plasmahöfe mit ihren Kernen als Furchungszellen zu bezeichnen.

Wie bekannt, geht die Entwicklung bei *Musca vomitoria* sehr rasch vor sich; so trifft man auch auf diesen frühen Entwicklungsstadien nur selten Kerne, die nicht in Theilung begriffen wären. Solche gerade nicht in Theilung begriffene Kerne zeigt das in Fig. 41 und 42 dargestellte Ei. An diesen Kernen (Fig. 42) bemerkt man die auffällige Erscheinung, dass sie absolut farblos geblieben sind, während das Eiplasma den normalen Rosaton angenommen hat und während in den anderen Eiern desselben Präparates gute Kernfärbung vorhanden ist. Diese Erscheinung habe ich öfter bei Eiern von verschiedenen Entwicklungsstadien gefunden, ohne dass ich irgend einen Grund dafür angeben könnte. Ich habe diese Verhältnisse hier nur desswegen erwähnt, weil in allen diesen Eiern, wenn auch kein einziger Kern einer Furchungszelle gefärbt ist, die Richtungskernmasse stets unabänderlich dieselbe intensive Färbung zeigt, die sie auch in anderen Eiern hat. Desswegen sind solche Eier mit ungefärbten Kernen sehr geeignet, um das Schicksal der Richtungskernmasse zu verfolgen, da hier ein Irrthum, der etwa aus der Verwechselung mit irgend einem in Theilung befindlichen Kerne entstehen könnte, absolut ausgeschlossen ist. Dasselbe Verhalten findet sich z. B. noch in den in Fig. 43 und 46 dargestellten Eiern.

Wenn die Zahl der Furchungszellen im Dotter noch etwas zugenommen hat, so fangen dieselben an, gegen die Oberfläche des

Eies zu wandern, wobei sie ihre Anordnung bewahren, also im Querschnitt immer in einen Kreis geordnet erscheinen (Fig. 43). Sie verändern dabei ihre Gestalt, indem ihr hinteres, nach innen gerichtetes Ende lang ausgezogen erscheint. Ehe sie die oberflächliche Plasmaschicht erreichen, wird ihre Zahl auf das Doppelte vermehrt, indem jede sich in tangentialer Richtung theilt (Fig. 44). Schließlich erreichen sie die oberflächliche Plasmaschicht und ihre vorderen Enden verschmelzen mit derselben (Fig. 45—47).

Während diese Vorgänge im Ei sich abspielen, bleibt die Richtungskernmasse in unveränderter Beschaffenheit an ihrem ursprünglichen Platze (Fig. 41 und 45). In der letzteren Figur sieht man sie noch ganz so beschaffen wie in den früheren Entwicklungsstadien zwischen den bereits mit der oberflächlichen Plasmaschicht verschmolzenen Furchungszellen liegen. Ehe aber weitere Veränderungen an den Furchungszellen auftreten, bemerken wir Folgendes: Die die Richtungskernmasse umschließende Vacuole wird größer und nähert sich der Eioberfläche fast bis zur Berührung; die Kernmasse selbst, die bisher stets als dichtes, scharf begrenztes Klümpchen erschien, fängt an, sich in einzelne Körnchen aufzulösen (Fig. 46).

In späteren Entwicklungsstadien ist weder von der Kernmasse noch von der Vacuole irgend eine Spur aufzufinden. Man muss also annehmen, dass die in der Vacuole enthaltene chromatische Substanz nach außen entleert wird und dass die Vacuole verschwindet. Außerhalb des Eies, also zwischen der Oberfläche desselben und der Dotterhaut[1], habe ich auch nichts von der ausgestoßenen Kernmasse gefunden, was ja natürlich erscheint, wenn dieselbe bei ihrem Austritt sich vollends in feinste Körnchen auflöst.

Als wesentliches Resultat ergiebt sich also, dass bei *Musca* eben so wie bei anderen, niedriger stehenden Insekten und bei den meisten übrigen Thieren der Eikern eine zweifache Theilung durchmacht, wodurch vier Kerne entstehen, von denen nur einer, der ♀ Pronucleus, im Ei bleibt und nach Verbindung mit dem Spermakern weiterer Entwicklung fähig ist, während die anderen aus dem Ei entfernt werden. Nur geschieht die Ausstoßung derselben nicht in Gestalt einer Zellknospung, d. h. unter Bildung von eigentlichen Richtungskörpern, sondern in einer Weise, die für das Ei eigentlich noch vortheilhafter ist, da bei derselben außer der eben für die

[1] Die Eihüllen wurden nie entfernt, sind in den Figuren aber als nebensächlich weggelassen.

Entwicklung des Eies untauglichen chromatischen Substanz nichts verloren geht. Bemerkenswerth erscheint nur, dass die zu entfernende Kernsubstanz noch verhältnismäßig lange Zeit im Eikörper liegen bleibt. Es fällt dabei aber sofort in die Augen, dass sie während dieser ganzen Zeit nur als Fremdkörper zu betrachten ist, da sie durch die sie umschließende Vacuole von dem umgebenden Plasma isolirt wird.

Es erübrigt nun noch, die in Fig. 48—50 dargestellten Entwicklungsstadien zu betrachten, welche die weiteren Veränderungen darstellen, die schließlich zur vollständigen Ausbildung des Blastoderms führen.

Fig. 48 zeigt, wie die an die Oberfläche gewanderten Zellen anfangen, über dieselbe hervorzutreten, oder wohl richtiger ausgedrückt, wie von der Oberfläche aus Furchen eindringen, die um die Kerne Zellterritorien abgrenzen. Gleichzeitig sind alle Kerne wieder in tangentialer Theilung begriffen. Das Resultat dieser Theilung zeigt Fig. 49. In beiden Figuren sind die Fortsätze nach der Eimitte zu, welche die Furchungszellen in früheren Stadien noch besaßen, eingezogen, wodurch natürlich eine Verdickung der äußeren, von Dotter freien Plasmaschicht bedingt wird. Diese Schicht ist auf dem in Fig. 50 dargestellten Stadium durch die noch tiefer eingedrungenen Furchen in hohe, schmale Cylinderzellen zerlegt und damit ist das Blastoderm vollständig gebildet. Während der letzten Phase der Blastodermbildung tritt auch das von Weismann sog. »innere Keimhautblastem« auf (Fig. 50 *kz*). Es ist dies eine von Dotter freie Zone, die von dem Blastoderm durch eine Dotterelemente enthaltende Schicht getrennt wird und welche andererseits die im Innern gelegene Hauptmasse des Dotters vollständig umschließt. Dieses »innere Keimhautbläschen« enthält nun in seinem Plasma alle oder jedenfalls doch bei Weitem den größten Theil jener kleinen Kügelchen, von denen ich annehme, dass sie den stäbchenförmigen Elementen in den Eiern mancher anderen Insekten entsprechen. Diese letzteren machen ja bei *Camponotus ligniperda* und *Formica fusca* eine ähnliche Lageveränderung durch. Vgl. darüber meine oben citirte Abhandlung (2) und das hier pag. 551 Anm. Gesagte.

Von dem Vorhandensein der Polzellen habe ich mich bei dem in Fig. 50 dargestellten Entwicklungsstadium auf Längsschnitten überzeugt, Genaueres über ihre Entstehung habe ich jedoch nicht beobachtet, da ich aus naheliegenden Gründen fast ausschließlich

Querschnittserien untersuchte und da diese Verhältnisse meiner Aufgabe fern liegen.

Wie bei anderen Insekten, so bleiben auch bei *Musca* einige wenige Kerne im Dotter zurück (Fig. 50 *nd*), die sich hier durch Theilung vermehren und auch bei weit entwickelten Embryonen noch angetroffen werden. Hervorheben will ich noch, dass bei *Musca* die zur Blastodermbildung führenden Vorgänge stets im ganzen Ei gleichmäßig vor sich gehen, während bei manchen anderen Insekten gewisse Regionen in der Blastodermbildung anderen vorauseilen.

So beginnt die Wanderung der Furchungszellen gegen die Oberfläche etwa gleichzeitig im ganzen Ei; eben so treffen sie gleichzeitig mit der oberflächlichen Plasmaschicht zusammen; eben so grenzen sich gleichzeitig die Zellterritorien ab. Ferner fällt, wie ein Blick auf die Figuren zeigt, auf, dass gewöhnlich die Kerne der Furchungs- resp. Blastodermzellen alle sich auf dem gleichen Theilungsstadium befinden. Dies gilt jedoch nicht für das ganze Ei, sondern nur für größere Regionen, während man in entfernteren Partien dann die vorhergehenden oder nachfolgenden Theilungsstadien findet.

Musca vomitoria ist überhaupt für das Studium der Blastodermbildung ein geeignetes Objekt, weil einerseits das Material sehr leicht zu beschaffen ist und weil der ganze Vorgang mit großer Regelmäßigkeit verläuft.

Schlussbemerkungen.

Da nun für Vertreter von drei Klassen von Insekten, nämlich der Orthopteren, Hemipteren und Dipteren die Entstehung von Richtungskörpern oder wenigstens Vorgänge, welche eine solche funktionell vertreten, nachgewiesen sind und da bei einer Anzahl anderer Insekten aus den Klassen der Lepidopteren und Hymenopteren, nämlich bei *Pieris brassicae*, bei *Vespa vulgaris* und bei verschiedenen Ameisenarten wenigstens der erste Richtungsamphiaster beobachtet ist, so wird wohl nicht mehr bezweifelt werden können, dass dieselben bei den Insekten allgemein vorkommen. Ja, meiner Überzeugung nach wird sich durch genauere Untersuchung auch in allen anderen Fällen, wo bisher die Richtungskörper vermisst wurden, das Vorkommen derselben, oder wenigstens der entsprechenden Kerntheilungen mit Ausstoßung eines Theiles von Kernsubstanz nachweisen lassen. Dies gilt in erster Linie für die Arthropoden, wo ja schon für eine Anzahl von Arten mit kleinen, verhältnismäßig durchsichtigen Eiern

mit Sicherheit Richtungskörper beobachtet wurden[1]. Auch bei den Rotatorien, wo sie lange vermisst worden, sind sie in jüngster Zeit nachgewiesen[2].

Es springt ja sofort in die Augen, dass bisher die Richtungskörper überall da vermisst wurden, wo sich große, dotterreiche und in Folge davon undurchsichtige Eier finden, also besonders bei den Arthropoden, bei Fischen z. Th.[3], bei Amphibien, Reptilien und Vögeln. Bei den Amphibien und auch bei manchen Fischen (bei Sterlet nach Beobachtungen von Salenski, Histoire embryogenique des l'Esturgeon 1879. Ref. von Fol im Jahresber.) tritt ein sog. Schleierchen am animalen Pol auf (vgl. besonders O. Hertwig, Morph. Jahrb. Bd. IV. pag. 32—53. 1877). Vielleicht lässt sich vermuthen, dass beim Froschei die Theilungen der Richtungsamphiaster im Inneren des Eies ablaufen, ohne zur Bildung von wirklichen Richtungskörpern zu führen, dass sich aber wie bei *Musca* eine Richtungskernmasse bildet, die dann bei ihrem Austritt aus dem Ei dem Schleierchen den Ursprung giebt[4].

Über das Vorkommen von Richtungskörpern bei Insekten liegt noch eine Angabe von Will[5] vor, welcher angiebt, bei *Dytiscus* den ersten Richtungsamphiaster beobachtet zu haben. Es fehlen jedoch Abbildungen, und aus der kurzen Bemerkung lässt sich nichts Genaueres entnehmen.

Weismann[6] hatte schon früher bei Eiern von Chironomus außerhalb des Blastoderms Körperchen beobachtet, die er für Richtungs-

---

[1] Bei *Moina rectirostris* von C. Grobben, Arbeit. a. d. zool. Inst. Wien. Bd. II. pag. 203—268. 1879. *Cetochilus septentrionalis* von demselben. Ebenda. Bd. III. pag. 243—282. 1881. Hier auch die Angabe, dass sie von Metschnikoff bei *Nebalia* beobachtet wurden. *Asellus aquaticus* von L. F. Henneguy, Ann. and mag. nat. hist. 5. ser. Bd. VI. pag. 465. 1880. *Balanus* von Hoek, Niederl. Archiv f. Zool. vol. III. pag. 61. 1876/1877, bei *Leptodora hyalina* und verschiedenen anderen Daphniden von Weismann. Zool. Anz. 1886. pag. 570.

[2] G. Tessin, Über Eibildung und Entwicklung der Rotatorien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIV. pag. 273—302. 1886.

[3] In einzelnen Fällen sind die Richtungskörper beobachtet, so bei *Petromyzon*. Zool. Anz. 3. Jahrg. pag. 423, bei verschiedenen Knochenfischen von Hoffmann. Ebenda. pag. 609.

[4] Die hier ausgesprochene Vermuthung hat sich nicht bestätigt, da nach den oben ausführlich mitgetheilten Beobachtungen von O. Schultze, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLV, pag. 177—226, 1887, bei Anuren und Urodelen zwei echte Richtungskörper gebildet werden. (Anm. bei der Korrektur.)

[5] L. Will, Die Entstehung des Eies von *Colymbetes fuscus L.* Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIII. pag. 253. 1886.

[6] A. Weismann, Beiträge zur Kenntnis der ersten Entwicklungsvorgänge im Insektenei. in: Beiträge zur Anatomie und Embryologie. Festschrift für J. Henle. pag 80—111. 1882.

körper zu halten geneigt ist, auch hier ist eine Entscheidung nicht möglich, da der Richtungsamphiaster nicht aufgefunden wurde.

Nicht unerwähnt lassen will ich hier die sonderbare Ansicht von Sabatier[1], nach welcher die sog. Polzellen der Insekten mit den Richtungskörpern der übrigen Thiere homolog sein sollen. Es bedarf wohl keines weiteren Beweises, dass eine solche Annahme einer jeden thatsächlichen Unterlage entbehrt. Sabatier hält bei der Bildung von wirklichen Richtungskörpern die Kerntheilung für etwas Nebensächliches und betrachtet die Richtungskörper ihrer Funktion nach als dieselben Bildungen, wie die bei den Eiern mancher Thiere ohne Betheiligung des Eikernes austretenden Plasmatropfen. Es kann kein Zweifel darüber existiren, dass Sabatier dabei ganz verschiedene Dinge zusammenwirft, denn das steht fest, dass bei der Bildung von Richtungskörpern die Kerntheilung und die Entfernung eines Theiles der chromatischen Substanz des Eikernes die Hauptsache ist und nicht die Ausscheidung eines oder mehrerer Protoplasmatröpfchen. Abgesehen von anderen Gründen sind dafür schon meine Beobachtungen an *Musca* beweisend, denn hier haben sich gerade die Kerntheilungen in der ursprünglichen Weise erhalten, während eine Ausscheidung von Protoplasma nicht stattfindet, da eben keine eigentlichen Richtungskörper mehr gebildet werden. Auf eine Diskussion der Theorien Sabatier's kann ich hier nicht eingehen, obgleich ich weit davon entfernt bin, ihnen irgend welche Wahrscheinlichkeit zuzugestehen, besonders da die Beobachtungen, die zu ihrer Stütze dienen sollen, recht dürftig zu nennen sind.

Besonderer Erwähnung werth scheint mir noch der Umstand, dass bei *Blatta* und bei *Aphiden* Richtungskörper in genau derselben Weise gebildet werden, wie bei den meisten übrigen Thieren, dass bei *Musca* dagegen die eigenthümliche, oben genauer geschilderte Modifikation des ursprünglichen Vorganges eingetreten ist. Es hat sich also bei den primitiveren Formen, den Orthopteren und Hemipteren der Vorgang in seiner ursprünglichen Weise erhalten, während bei den höher stehenden Dipteren derselbe Zweck in etwas anderer Weise erreicht wird. Es ist dies um so bemerkenswerther, als ja bekanntlich auch die Entwicklung von *Musca* in mancher Beziehung sekundäre Modifikationen erkennen lässt. Auffallend ist dabei allerdings, dass cönogenetische Vorgänge gerade bei den allerersten Entwicklungsvorgängen sich schon bemerkbar machen.

[1] M. A. Sabatier, Contribution à l'étude des globules polaires. 1883.

Dadurch, dass es möglich war, bei *Blatta* mit absoluter Sicherheit, bei *Musca* wenigstens mit großer Wahrscheinlichkeit festzustellen, dass die Austrittsstelle der Richtungskörper die Dorsalseite des zukünftigen Embroyo bezeichnet, wird bewiesen, dass die Eier der Insekten auch in dieser Beziehung mit denen der übrigen Thiere übereinstimmen. Noch wichtiger werden diese Verhältnisse aber dadurch, dass wir auch bei den Insekteneiern, wie bei denen anderer Thiere, den Austrittspunkt der Richtungskörper als animalen Pol bezeichnen und ihn beim Vergleichen der Lagebeziehungen des Keimstreifens bei verschiedenen Insekten als festen Punkt annehmen müssen.

Wie oben ausgeführt, fand sich bei den auf parthenogenetischem Weg sich entwickelnden Eiern der Aphiden nur ein Richtungskörper, also auch nur ein Richtungsamphiaster, während bei den befruchtungsbedürftigen Wintereiern derselben ganz normal zwei Richtungsspindeln vorkommen. Auch Weismann (l.c.) hat bei den parthenogenetisch sich entwickelnden Sommereiern der Daphniden nur einen Richtungskörper beobachtet.

Diese Beobachtungen erscheinen mir desshalb der Aufmerksamkeit werth, weil vielleicht weitere Untersuchungen diesen Zahlenunterschied als konstant nachweisen und besonders scheint es jetzt noch nothwendig, auch solche Eier in Bezug auf diese Punkte zu untersuchen, welche auf parthenogenetischem Wege zu männlichen Thieren sich entwickeln, da die untersuchten Eier bei Daphniden sowohl als bei den Aphiden für weibliche gelten dürfen. Es ist nicht ausgeschlossen, dass männliche Eier sich anders verhalten, wie weibliche. Ja man kann sogar, wenn dieser Fall eintreten sollte, erwarten, auf diesem Wege einige Anhaltspunkte für die Bedeutung der immer noch räthselhaften Richtungskörper zu erhalten.

Ich habe bei dieser Überlegung nicht etwa außer Acht gelassen, dass auch für eine ganze Anzahl von befruchtungsbedürftigen Eiern angegeben wird, dass nur ein Richtungskörper sich findet. Es ist jedoch immer die Möglichkeit vorhanden, dass in diesen Fällen ebenfalls zwei Richtungsamphiaster vorkommen, denn wenn nicht ganz speciell auf solche Dinge geachtet wird, ist ja ein Übersehen nur zu leicht möglich. In den meisten Fällen, wo man die Richtungskörper gefunden hat, hat sich auch die zweimalige Theilung des Kernes ergeben.

Wenn die vorliegende Arbeit auch, wie ich glaube, eine schon lange empfundene Lücke in unserem Wissen ausgefüllt hat, so bleibt doch noch viel zu thun übrig, um unsere Kenntnisse über die Vorgänge bei der Bildung der Richtungskörper vollständig zu machen.

Nachschrift.

Wie bei meiner Arbeit über die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen, so bin ich auch dies Mal genöthigt, eine Nachschrift anzufügen, da während des Druckes des vorliegenden Aufsatzes eine Abhandlung erschien, deren Thema in so engem Zusammenhang mit den zum Theil hier behandelten Fragen steht, dass ich eine Besprechung derselben nicht gern auf später aufschieben würde. Es ist dies der Aufsatz von H. Henking, Untersuchungen über die Entwicklung der Phalangiden. Theil I. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XLV. pag. 86—175. 1887.

Ich beabsichtige durchaus nicht, eine ins Einzelne gehende Kritik des erwähnten Aufsatzes zu geben, sondern möchte nur die Hauptresultate desselben einer näheren Betrachtung unterziehen und nebenbei einige Punkte erwähnen, die geeignet erscheinen, die Art und Weise zu erläutern, wie diese Hauptresultate gewonnen wurden.

Das wesentliche Resultat der Untersuchungen Henking's ist, dass das Ei (ganz allgemein bei den Thieren) zu einer gewissen Zeit kernlos ist und dass die Furchungskerne im Ei durch freie Kernbildung entstehen, also zwei Sätze, die vor längerer Zeit unbestritten galten, die aber durch die größte Mehrzahl der neueren, auf diese Fragen gerichteten Untersuchungen als irrig erkannt wurden. Der Verfasser ist nun der Meinung, dass seine Untersuchung alle diese neueren Angaben als nichtig erweise, und dass seine Ansicht so gefestigt sei, »dass sie wie ein rocher de bronce den Angriffen der Kritik Stand hält«. Nun, eine kurze Betrachtung wird zeigen, dass die von ihm vertretene Ansicht nicht nur nicht feststeht, wie ein »rocher de bronce«, sondern dass sie sogar auf Sand gebaut ist. Ein flüchtiger Überblick über die Arbeiten, welche die Lehre vom Verschwinden des Eikernes in neuerer Zeit zu stützen suchten, zeigt, dass hier ein ganz ähnlicher Entwicklungsprocess abläuft, wie er für die Lehre von der Generatio aequivoca allbekannt ist. Wie diese letztere durch genauere Untersuchungen allmählich immer mehr und mehr zurückgedrängt wurde, so dass sie von den Fröschen und Aalen jetzt schließlich bis zu den Bakterien gekommen ist und auch hier nur ein zweifelhaftes Dasein fristet, so suchten alle die, welche die Lehre vom Verschwinden des Eikernes in neuerer Zeit stützen wollten, dies dadurch zu erreichen, dass sie ein für die Untersuchung solcher Fragen möglichst ungünstiges Material wählten und dass sie dann die an solchem Material, meist

noch durch ungenaue Untersuchung gewonnenen Resultate voreilig verallgemeinerten.

Ich behaupte nun zunächst, dass das von HENKING gewählte Material zur Entscheidung solcher Fragen ungeeignet ist und dann, dass seine Untersuchungsresultate ungenau sind, obgleich er überall die Sorgfalt, mit der er zu Werke ging, hervorhebt.

Jeder, der solchen Fragen näher treten will, muss sich doch a priori sagen, dass dazu kleine durchsichtige Eier, wie sie ja von zahlreichen Thieren aus den verschiedensten Klassen zur Verfügung stehen, das geeignete Material bilden, da er bei denselben einerseits die in Frage kommenden Vorgänge am lebenden Ei studiren kann und besonders, da er während der Beobachtung im passenden Augenblick das fixirende Reagens einwirken lassen kann; dass hingegen große undurchsichtige Eier eine ganze Reihe von Fehlerquellen liefern müssen, wovon die erste ist, dass jede Untersuchung des lebenden Eies ohne Erfolg bleibt und dass darum Alles nur aus verschiedenen einzelnen Stadien kombinirt werden kann. Dazu kommen bei den Arthropodeneiern die bekannten technischen Schwierigkeiten. Es ist darum der einzig richtige Weg, dass man die bei ungünstigen Untersuchungsobjekten erlangten Resultate durch die an günstigem Material festgestellten Thatsachen zu erklären sucht, nicht aber umgekehrt! Aber sogar unter den Arthropodeneiern ist das gewählte Material das denkbar ungünstigste. Denn da die ganze Untersuchung mit Hilfe von Schnittserien geführt werden muss, so ist doch eine der ersten und wesentlichsten Bedingungen, dass man Anhaltspunkte für eine richtige Orientirung des Objektes hat. Solche Anhaltspunkte fehlen nun bei den kugeligen Eiern der Phalangiden vollständig, so dass man beim Schneiden lediglich auf den Zufall angewiesen ist. Ferner ist auch der Bau des Ovariums dieser Thiere nicht besonders geeignet, Studien über die Eireifung zu machen, da hier die Eier ebenfalls regellos durch einander gelagert sind.

Anders sind die Verhältnisse bei den Insekten. Bei vielen derselben besitzen die Eier eine mehr oder weniger lang gestreckte Gestalt, so dass es ein Leichtes ist, dieselben genau zu orientiren. Man wird dabei die Schnittrichtung, wie meine früheren und die vorliegende Untersuchung zeigen, nach der Lage des Kernes wählen, also Längsschnitte anfertigen, wenn der Kern am oberen Pol des Eies liegt, Querschnitte, wenn er sich irgend wo an der Langseite findet. Man hat dadurch den großen Vortheil, dass man fast genau

weiß, wo man den Kern oder seine Umwandlungsstadien zu suchen hat: dann wird man denselben auch finden. Ferner sind für die Eireifung die Ovarien derjenigen Insekten, die lange Eiröhren haben, wie z. B. viele Ameisen, Wespen, Bienen und Schmetterlinge, ein vorzügliches Material, da man zur Fortpflanzungszeit hier eine lückenlose Reihe von Eiern auf verschiedenen Stadien der Reife vor sich hat, welche alle in derselben Weise orientirt sind. Ich behaupte hier nochmals ausdrücklich, dass bei allen von mir untersuchten Objekten in keinem Ei ein Kern fehlte und dass jeder sorgfältige Beobachter dies bestätigen wird.

Die Untersuchungen Henking's sind auch ungenau, denn ich glaube kaum, dass irgend Jemand bei ruhiger Prüfung der neueren Ergebnisse bezweifeln wird, dass bei Phalangiden Richtungskörper gebildet werden. Henking hat sie nicht gefunden und wenn er diese übersehen hat, so liegt kein Grund gegen die Annahme vor, dass er auch Anderes übersehen oder unrichtig verstanden hat.

Was nun die Stützen anlangt, die er aus der Litteratur zur Befestigung seiner Theorie beizieht, so sind dieselben auch etwas eigenthümlicher Art.

Was würde man denn dazu sagen, wenn Jemand die Generatio spontanea der Eingeweidewürmer aus den Schriften von Rudolphi und Bremser beweisen wollte? Genau dasselbe aber thut Henking, indem er in buntem Durcheinander alte und neue Angaben über das Verschwinden des Eikernes citirt und dadurch seine Hypothese zu stützen glaubt. Er wählt dabei die Angaben aus, die ihm gerade passen und lässt die gegentheiligen zum Theil einfach unberücksichtigt. Die von ihm citirten Angaben über das Verschwinden des Eikernes bei den Eiern von Echinodermen stammen gerade aus der Zeit, wo die bei der Kerntheilung auftretende Metamorphose genauer bekannt wurde, und es wird von den citirten Autoren jetzt wohl keiner seine damaligen Angaben in der von Henking versuchten Weise gedeutet wissen wollen.

Um nur die jetzige Ansicht eines derselben, nämlich O. Hertwig's zu erwähnen, will ich hier anführen, was derselbe in seinem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere, 1886, pag. 24 sagt. Dort steht: »Während dieser regressiven Metamorphose des Keimbläschens bildet sich, wie allein bei geeigneter Behandlung mit Reagentien wahrgenommen werden kann, aus Theilen des sich auflösenden Keimflecks oder aus einem Theil der Kernsubstanz des Keimbläschens eine Kern-

spindel.« Hier lässt sich doch auf keine Weise die Annahme eines kernlosen Stadiums hereindeuten, sondern es ist einfach die Rede von einer Umwandlung des Eikernes, wie sie jeder Zellkern bei der Theilung zeigt.

Bei Besprechung der Nematoden lässt er die beiden großen Abhandlungen von VAN BENEDEN und CARNOY über das Ei von *Ascaris megalocephala* vollständig unerwähnt, da hier nirgends von einem Verschwinden des Keimbläschens in dem Sinne HENKING's die Rede ist.

Noch sonderbarer ist es, wenn er auch die Beobachtungen von FLEMMING über das Ei von *Anodonta* für seinen Zweck citirt, da FLEMMING selbst der Allerletzte ist, sie aufrecht zu halten.

Wie FLEMMING über diese Angaben denkt, hätte HENKING aus einer der früheren Arbeiten desselben [1] und aus verschiedenen Stellen seiner späteren Publikationen ersehen können. Was soll man endlich dazu sagen, wenn Jemand, der sich selbst mit der Untersuchung von Arthropodeneiern beschäftigt hat, neben Anderem z. B. auch die Angabe von WEISMANN aus dem Jahre 1863 über das Fehlen des Kernes im reifen Ei von *Musca* als beweisend ansieht? Natürlich hat die Arbeit von STUHLMANN über die Reifung des Arthropodeneies eine ganze Anzahl von bestätigenden Angaben geliefert. Welcher Werth denselben zukommt, habe ich bereits an anderer Stelle und auch im vorliegenden Aufsatze nachgewiesen.

Es ließe sich leicht die Anzahl der in dieser Art beweisenden Litteraturangaben vermehren, ich verzichte jedoch hier auf eine weitere Besprechung derselben, da jeder kundige Leser sie in der richtigen Weise würdigen wird.

Aber auch mit der Logik nimmt es der Verfasser nicht sehr genau. Was soll man sich denn darunter denken, wenn er sagt: »Nach BLOCHMANN's Angaben scheint es vorzukommen, dass der kernlose Zustand des Eies nur von sehr geringer Dauer resp. gleich Null geworden ist.« Wenn der kernlose Zustand gleich Null wird, so heißt das doch wohl, das Ei hat stets einen Kern! Damit stellt er eigentlich selbst seine ganze Hypothese auf den Kopf.

Schließlich habe ich noch Einiges zu dem zu bemerken, was HENKING über meine Beobachtungen an den von mir sog. Nebenkernen der Ameisen sagt.

Aus meiner Angabe, dass der Eikern in demselben Maße an

---

[1] W. FLEMMING, Beiträge zur Kenntnis der Zelle etc. I. Arch. f. mikr. Anat. 1878. pag. 412 fgd.

Volum abnehme wie die Nebenkerne zunehmen, schließt er ohne Weiteres, dass sie aus demselben Stoff bestehen müssten, wie der Hauptkern. Diese Annahme ist jedoch durchaus nicht nothwendig, denn bekanntlich sind in den Kernen verschiedene färbbare Stoffe vorhanden, so dass bei dem Vorgang der Nebenkernbildung eine Sonderung von differenten Stoffen keineswegs ausgeschlossen ist. Außerdem wird jedenfalls ein beträchtlicher Theil der Substanz der Nebenkerne aus dem Eiplasma stammen, da schließlich die Masse der Nebenkerne zusammen viel größer ist als diejenige des Kernes zur Zeit, als die Nebenkernbildung begann. Ich kann hier noch bemerken, dass sich die sog. Nebenkerne mit Boraxkarmin gar nicht oder nur wenig färben, dass sie also in dieser Beziehung sich jedenfalls anders verhalten als der Eikern.

Weiter will dann Henking darin, dass ich das Verschwinden der Nebenkerne beobachtete, einen Grund zu der Annahme finden, dass auch der Eikern zeitweise verschwinden könne. Das sind aber doch wesentlich verschiedene Dinge, denn die Nebenkerne treten nicht mehr auf, spielen auch in der weiteren Entwicklung keine nachweisbare Rolle, während der Hauptkern ja wieder erscheinen soll!

Überhaupt wäre das Richtige, solche bis jetzt noch isolirt stehende und unerklärte Vorgänge, wie die Entstehung der sog. Nebenkerne bei Ameisen und Wespen bei der Diskussion von allgemeinen Fragen zunächst außer Betracht zu lassen.

Was schließlich die Vermuthung Henking's anlangt, die von mir bei jungen Eiern von *Formica fusca* als Richtungskernmasse gedeutete Körnchengruppe möchte einem neuen Kerne den Ursprung geben, so wird die vorliegende Untersuchung Stoff genug bieten, eine solche Vermuthung zurückzuweisen und meine Deutung zu bestätigen.

Nach dem Gesagten dürfte jeder über die einschlägigen Fragen einigermaßen Unterrichtete die Überzeugung gewonnen haben, dass Henking's Untersuchungen des Phalangideneies und die daran geknüpften Erörterungen die Thatsache der Fortexistenz des Eikernes und das Dogma: Omnis nucleus e nucleo in keiner Weise erschüttern können und dass auch hier die genauere Untersuchung des betr. Materials eine weitere Stütze für die beiden Sätze abgeben wird.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Abbildungen sind nach auf dem Objektträger gefärbten Boraxkarminpräparaten gezeichnet, mit Ausnahme von Fig. 10—12 und 20, die mit Hämatoxylinpräparaten entworfen sind und der schematischen Fig. 25. Die feineren Verhältnisse sind mit SEIBERT hom. Imm. $^1/_{12}$, theils auch mit HARTNACK h. I. Nr. II untersucht.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

A_1	erster Richtungsamphiaster,	♀ *prn*	♀ Pronucleus,
A_2	zweiter »	Rbl_1	erster } Richtungskörper,
Blz	Blastodermzellen,	Rbl_2	zweiter }
Ch	Chorion,	*Rn*	Richtungskernmasse (bei *Musca*),
Dh	Dotterhaut,		
ep	Follikelepithel,	*sp*	Spermakern.
Fz	Furchungszelle,		

Fig. 1 *a*. Medianer Längsschnitt durch ein Ei von *Pieris brassicae L.* $^{240}/_1$. Der Umriss des ganzen Schnittes ist angegeben, um das Größenverhältnis von Richtungsspindel und Ei zu zeigen.

Fig. 1 *b*. Die Richtungsspindel desselben Eies stärker vergrößert.

Fig. 2—9. Wintereier von *Aphis aceris L.* Vergr. $^{300}/_1$; Schnittdicke 10 μ.

Fig. 2. Längsschnitt durch ein noch nicht ganz reifes Ovarialei mit dem am Rande (etwa in der Mitte der Längsseite) gelegenen Kern *k*.

Fig. 3. Querschnitt durch ein reifes Ovarialei mit dem ersten Richtungsamphiaster.

Fig. 4. Querschnitt durch ein frisch abgelegtes Ei, der Richtungsamphiaster hat sich getheilt und der erste Richtungskörper beginnt auszutreten.

Fig. 5. Querschnitt durch ein etwas älteres Ei.

Fig. 6. Querschnitt durch ein älteres Ei; der erste Richtungskörper ist ausgetreten.

Fig. 7. Querschnitt durch ein Ei, welches den zweiten Richtungsamphiaster zeigt.

Fig. 8. Querschnitt durch ein Ei, bei dem der zweite Richtungskörper ausgetreten ist.

Fig. 9. Querschnitt durch ein Ei, das schon eine größere Anzahl Furchungszellen im Dotter zeigt, an der Oberfläche liegen die beiden Richtungskörper.

Fig. 10—12. Parthenogenetisch sich entwickelnde Eier von *Aphis sp.* Vergr. $^{580}/_{1}$; Schnittdicke 5 μ.

Fig. 10. Unmittelbar hinter der Endkammer gelegenes Ei mit Richtungsamphiaster.

Fig. 11. Querschnitt durch ein etwas älteres Ei; der Richtungskörper liegt am Rande etwas in die Oberfläche eingedrückt.

Fig 12. Längsschnitt durch ein Ei, bei dem die Blastodermbildung schon weit vorgeschritten ist. Richtungskörper in der gleichen Lage wie bei dem vorigen. Die Kerne der Blastodermzellen alle in Theilung.

Fig. 13. Quer- und Längsschnitt durch zwei junge, parthenogenetisch sich entwickelnde Eier von *Forda formicaria Heyd.*, die den Richtungskörper in derselben Lage zeigen wie die vorigen. $^{580}/_{1}$.

Fig. 14—25. Querschnitte durch Eier von *Blatta germanica Fabr.* Vergr. $^{240}/_{1}$; Schnittdicke 15 μ.

Bei diesen Figuren bedeutet *St* Stäbchen, *F* Höhle eines Fetttropfens, D_1 erster Dotter, D_2 zweiter Dotter, *N* Furchungskern (♀ Pronucleus?).

Fig. 14. Reifes Ovarialei mit dem ersten Richtungsamphiaster.

Die tiefer liegenden Kernplattenelemente (ebenfalls vier) sind nicht eingezeichnet.

Fig. 15. Letztes Ei eines unvollendeten Kokon, ebenfalls mit dem ersten Richtungsamphiaster.

Fig. 16. Der erste Richtungsamphiaster hat sich getheilt, wobei die Chromatinelemente der Tochterkernplatten näher zusammengerückt sind. Die rechte Tochterkernplatte liegt höher.

Fig. 17. Weiter fortgeschrittenes Theilungsstadium, wobei die Elemente der Tochterkernplatten verschmolzen sind.

Fig. 18. Der erste Richtungskörper ist ausgetreten.

Fig. 19. Der zweite Richtungsamphiaster hat sich gebildet.

Fig. 20. Querschnitt durch ein Ei, das die Kernplatte des zweiten Richtungsamphiaster von oben zeigt.

Fig. 21. Der zweite Richtungskörper ist ausgetreten.

Fig. 22. Der weibliche Pronucleus hat Bläschengestalt angenommen.

Fig. 23. Derselbe wandert durch den Dotter hindurch auf die andere Seite des Eies.

Fig. 24. Derselbe ist fast an dem Platze angelangt, wo er sich zu theilen beginnt.

Fig. 25. Schematischer Querschnitt eines abgelegten Eies, die Vertheilung der beiden Dotterarten D_1 und D_2 zu zeigen.

Fig. 26—50. *Musca vomitoria L.* Vergr. $^{240}/_{1}$; Schnittdicke 10 μ. *c* bedeutet, dass die Figur aus zwei oder mehreren auf einander folgenden Schnitten kombinirt ist. Chorion und Dotterhaut sind nirgends angegeben.

Fig. 26. Querschnitt durch ein reifes Ovarialei mit dem Kern *K*. Der Eikern liegt an der Langseite des Eies $^1/_4$—$^1/_3$ der Gesammtlänge des Eies hinter dem oberen, den Mikropylenapparat tragenden Pol, wie der Längsschnitt z. B. Fig. 33 zeigt.

Fig. 27.
Fig. 28. } Drei Stadien der Entstehung des ersten Richtungsamphiasters.
Fig. 29.

Fig. 30. Querschnitt durch ein Ei oberhalb des auf dem in Fig. 29 dargestellten Stadium befindlichen Richtungsamphiasters, den Kern und die Plasmastraße eines von der Oberfläche eingedrungenen Spermatozoons zeigend.

Fig. 31. Jede Hälfte des ersten Amphiasters hat sich wieder getheilt; ein Spermakern. *c.*

Fig. 32. Dasselbe Theilungsstadium der Amphiaster, aber zwei Spermakerne. *c.*

Fig. 33. Dieselben Verhältnisse im Längsschnitt. *c.*

Fig. 34. Längsschnitt; die Richtungskerne haben Bläschengestalt angenommen, im Innern des Eies zwei nahe zusammen liegende Kerne, vielleicht ♂ und ♀ Pronucleus vor der Kopulation. *c.*

Fig. 35. Die Richtungskerne desselben Eies stärker vergrößert.

Fig. 36. Querschnitt; die Richtungskerne haben die Bläschengestalt verloren und sind als unregelmäßig gestaltete, intensiv gefärbte Körperchen in eine Vacuole der protoplasmatischen Randschicht eingelagert. Der dritte Richtungskern, der zwischen den beiden gezeichneten und tiefer liegt, ist der Deutlichkeit wegen nicht eingezeichnet.

Fig. 37. Die Richtungskerne sind in der Vacuole zu einem unregelmäßig gestalteten, körnigen, stets intensiv sich färbenden Klümpchen verschmolzen.

Fig. 38. Zwei Querschnitte durch ein Ei, von denen der obere mit dem kleineren Umriss, die Richtungskernmasse, der um 120 μ tiefer liegende mit dem größeren Umriss zwei Kerne in ähnlicher Weise zeigt wie Fig. 34, die man vielleicht als die verschmelzenden ♂ und ♀ Pronuclei betrachten kann.

Fig. 39. Querschnitt etwa in der Mitte eines älteren Eies, das schon eine größere Anzahl Zellen im Inneren zeigt, deren Kerne in Theilung sind.

Fig. 40. Querschnitt durch ein anderes Ei auf demselben Entwicklungsstadium, die Kerne sind nicht gut erhalten, so dass der Anschein einer direkten Theilung entstehen kann.

Fig. 41. } Zwei Querschnitte durch dasselbe Ei, von denen der erste die normal
Fig. 42. } intensiv gefärbte Richtungskernmasse zeigt, während der andere etwa in der Mitte des Eies liegend, zwei Furchungszellen enthält, deren Kerne vollständig ungefärbt sind (vgl. den Text).

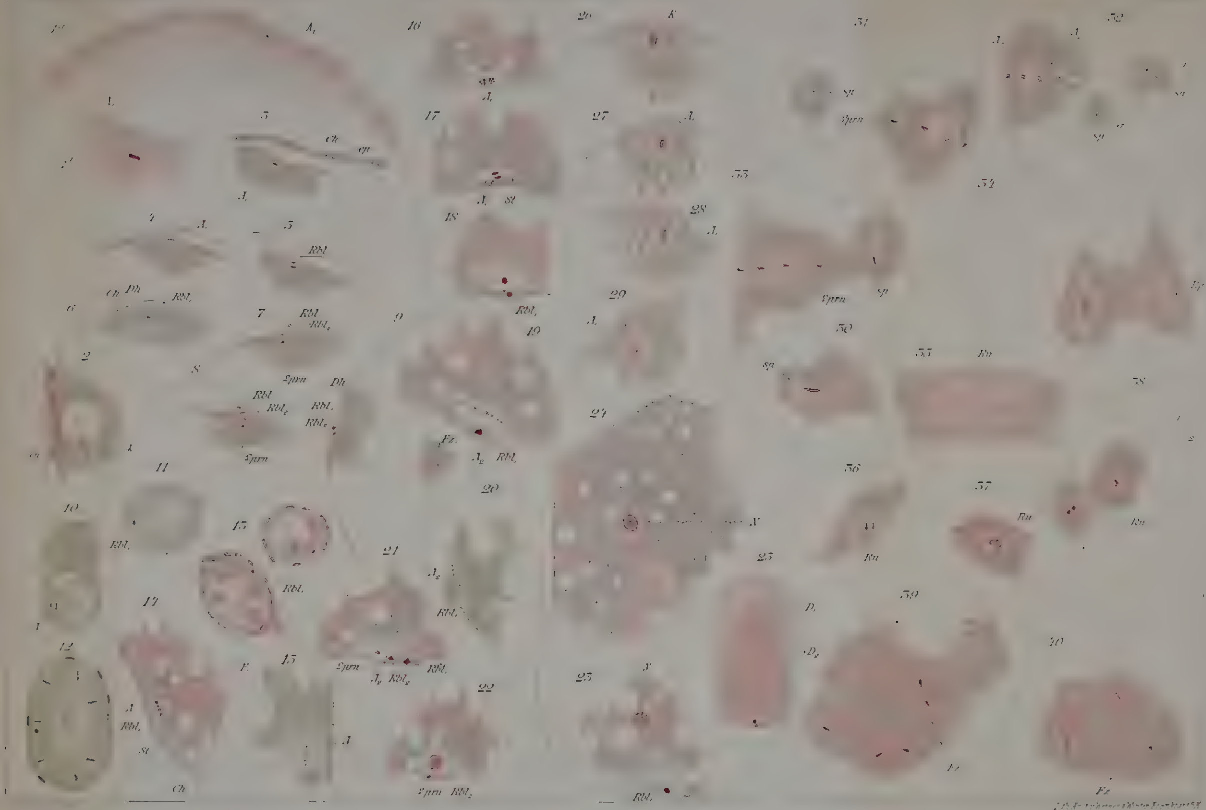
Fig. 43. Querschnitt etwa aus der Mitte eines Eies, bei dem die Furchungszellen sich innerhalb der Peripherie in einem Kreise (im ganzen Ei, also in eine mit der Oberfläche koncentrischen Fläche) angeordnet haben.

Fig. 44. Die in der gleichen Lage befindlichen Furchungszellen theilen sich in tangentialer Richtung.

Fig. 45. Die Furchungszellen sind nun als Blastodermzellen an die Oberfläche gerückt und ihre Plasmakörper mit der peripheren Plasmaschicht verschmolzen. Zwischen denselben die Richtungskernmasse.

Fig. 46. Die Blastodermzellen befinden sich noch in demselben Stadium wie bei dem vorigen Ei. Die Richtungskernmasse fängt an, sich in Körnchen aufzulösen; die sie umschließende Vacuole hat sich vergrößert und der Oberfläche des Eies genähert. Die Kerne der Blastodermzellen sind nicht gefärbt.

Fig. 47. Ähnliches Stadium mit normal gefärbten Kernen der Blastodermzellen.
Fig. 48. Die Blastodermzellen fangen an, über die Oberfläche hervorzusprossen und theilen sich wieder in tangentialer Richtung.
Fig. 49. Zeigt das Resultat dieser Theilung.
Fig. 50. Vollständig entwickeltes Blastoderm aus hohen, schmalen Cylinderzellen bestehend; unter denselben zuerst eine Schicht Dotterkörner, dann die Körnchenzone *kz*.
Im Inneren des Dotters ein Kern *nd*.



Erwiederung gegen E. D. Cope.

Von

Max Schlosser in München.

Im American Naturalist August 1886 giebt Cope eine Kritik über meine Arbeit »Beiträge zur Stammesgeschichte der Hufthiere«. Es ist diese Kritik sowohl in der Form als auch in sachlicher Beziehung eine derartige, dass ich sie nicht unbeantwortet lassen kann.

Vor Allem muss ich mich gegenüber dem mehr als einmal indirekt erhobenen Vorwurf rechtfertigen, dass ich verschiedene neuere im Am. Naturalist veröffentlichte Arbeiten dieses Autors nicht berücksichtigt hätte. Es sind mir dieselben aber weder in Kopien zugekommen, noch war es mir möglich, die genannte Zeitschrift selbst zu erhalten, da dieselbe seit mehr als einem Jahre nicht mehr von Seiten der Münchener Staatsbibliothek abonnirt wird. Das letzte daselbst aufliegende Heft ist das vom April 1885. Es fallen somit diese Vorwürfe in sich selbst zusammen.

Den fraglichen Aufsatz im Annual Report of the U. S. Geol. Surv. of the Terr. 1873, worin eine Anzahl Gattungen beschrieben sind, habe ich allerdings übersehen und er ist mir auch zur Zeit nicht zugänglich: doch wäre ich auch dem paläontologischen Usus nach ohnehin nicht verpflichtet gewesen, diese Gattungsdiagnosen zu berücksichtigen, in so fern denselben ja vermuthlich doch keine Abbildungen beigelegt sind. Überdies hätte auch Cope in der Zeit, die seit jener Publikation verstrichen ist, doch sicher Gelegenheit genug gehabt, auf diese Formen wiederum zurückzukommen, so fern dieselben wirklich gar so wichtig sind.

Der Zahnbau ist ein mindestens eben so wesentliches Moment wie die Organisation der Extremitäten und kann ich von diesem Satz in keiner Weise abgehen. Dass freilich in manchen, aber auch nur seltenen Fällen die Bestimmung eines

Thieres und dessen Einreihung ins System, so fern nur das Gebiss vorliegt, sehr schwer werden, ja sogar zu Irrthümern führen kann, soll durchaus nicht geleugnet werden — als Beispiel führe ich die Gattung Hyrax an; aber ganz das Gleiche lässt sich von dem anderen Merkmal sagen, der Organisation der Extremitäten, auf welches Cope das Hauptgewicht gelegt wissen will. Es könnte sehr leicht geschehen, dass auf Grund dieses Kriteriums der eine oder andere Condylarthre mit einem Creodonten, oder ein Raubbeutler mit einem Creodonten verwechselt würde; eben so würde Tillotherium wahrscheinlich zu den Carnivoren gestellt werden. Je mehr wir eben von einem Thiere kennen, um so besser ist es, aber es wäre doch höchst thöricht, wenn wir Alles, was bloß durch Gebisse vertreten ist, in die Rumpelkammer werfen würden. In einer Beziehung freilich gewährt es einen großen Vortheil, wenn man die Beschaffenheit der Extremitäten statt des Zahnbaues als Hauptkriterium anwendet, in so fern hierbei wenig mehr erforderlich ist als die Kunst des Zählens, während das Verständnis des Gebisses immerhin ein gewisses Maß von Formensinn bedingt.

Mein System der Perissodactylen halte ich in vollem Umfange aufrecht, natürlich unter der Voraussetzung, dass die Zeichnungen, welche Cope gegeben hat, auch wirklich richtig sind. Der Hauptgrund, wesshalb dieser Forscher gegen meine Zusammenstellung so sehr eingenommen ist, scheint mir der zu sein, dass derselbe sich über die wesentlichen Merkmale des Hyracotherium-Zahnes noch nicht klar geworden ist, denn es wäre sonst nicht einzusehen, wie er Lambdotherium in die Pferdereihe aufnehmen konnte. Während nämlich bei Hyracotherium auf den unteren Backzähnen die Doppelhöcker der Innenseite, die sich dann zur Doppelschlinge — *αα′* Rütimeyer's — des Pferdezahnes entwickeln, schon angedeutet sind — bei Hyracoth. sideroolithicum vide Kowalevski — sogar schon sehr kräftig ausgebildet erscheinen und dann bei Anchitherium noch stärker werden, fehlen sie bei Lambdotherium, das zeitlich und morphologisch zwischen den beiden eben genannten Gattungen in der Mitte stehen soll, überhaupt vollständig. Es ist aber doch ganz undenkbar, dass bei einem Zwischenglied einer Formenreihe ein für die ganze Gruppe so charakteristisches Merkmal fehlen soll, während es bei seinem Vorgänger und seinem Nachfolger vorhanden ist. Ein weiterer Beweis, wie wenig Cope die wahren Merkmale von Hyracotherium kennt, ergiebt sich daraus, dass er in dessen nächste Nähe

die Gattung Systemodon stellt, über dessen Zugehörigkeit zu den Tapiren doch wahrlich kein Zweifel bestehen kann. Man möchte Angesichts dieser Thatsachen beinahe an Prof. Cope's Formensinn irre werden, doch zieht sich dieses Verkennen der wesentlichsten Merkmale durch alle seine Arbeiten wie ein rother Faden, wird aber bei den Perissodactylen besonders fühlbar.

Den Satz, dass die Extremitäten im Laufe der zeitlichen Entwicklung höher geworden sind, habe ich nicht im geringsten einzuschränken, denn bei den wenigen Formen, die bei oberflächlicher Betrachtung gegen diese Behauptung zu sprechen scheinen, hat nur das Längenwachsthum der Extremitäten aufgehört und ist lediglich mehr Verdickung derselben erfolgt, während das übrige Skelet noch beträchtliche Vergrößerung erfahren hat. Es kann daher nur von einer relativen, nicht aber von einer wirklichen Verkürzung der Extremitäten die Rede sein. Gerade das Beispiel von Gelocus und Bos, welches Cope gegen mich zu Felde führt, spricht so recht für meine Ansicht. Die Reihenfolge ist: Gelocus, klein, hochbeinig: Dremotherium? — Taf. IV. Fig. 1 im Ganzen etwas größer, doch ohne wesentliche Verlängerung der Extremitäten, nur sind dieselben sehr viel dicker geworden: Bos: der gesammte Körper hat noch bedeutend zugenommen, die Extremitäten aber sind sehr zurückgeblieben, sowohl hinsichtlich ihrer Länge als auch bezüglich ihrer Dicke. Ganz das Gleiche gilt für Pantolambda und Dinoceras, deren genetischen Zusammenhang ich gern anerkenne. Die zweifellosen Ahnen des Hippopotamus dürfte auch Prof. Cope noch nicht ermittelt haben, eben so wenig wie jene der Elephanten; doch werden es in beiden Fällen wohl keine besonders großen hochbeinigen Thiere gewesen sein.

Dass meine Formenreihen mit der bisherigen Systematik nicht selten in Konflikt kommen, indem ein- und dieselbe Gattung in mehrere Familien, oder ein und dieselbe Familie in verschiedene Reihen eingefügt werden musste, ist mir keineswegs entgangen, vielmehr bin ich mir von vorn herein hierüber schon sehr klar gewesen. Allein es frägt sich, ist denn das System etwas Fertiges, wirklich in der Natur Begründetes? Hat es nicht fast mit jeder neuen Entdeckung fort und fort Änderungen erlitten? Nach allen Erfahrungen dürfte das System, wenn es für alle Zeiten Bestand haben sollte, lediglich jene Formen berücksichtigen, die noch in die Gegenwart hereinragen oder ohne Hinterlassung von Nachkommen gänzlich

ausgestorben sind, also stets nur die äußersten Zweige des betreffenden Stammes, oder aber man wäre genöthigt, für jeden geologischen Zeitraum ein besonderes System aufzustellen. Jene Zwischenformen jedoch, welche nachweislich den gleichzeitigen Ausgangspunkt verschiedener Formenreihen darstellen, werden einer in der bisherigen Weise üblichen strengen Systematik stets unübersteigliche Hindernisse in den Weg legen. Es wird schließlich dahin kommen, dass wir nur noch die vollständig erloschenen und die noch lebenden Formen als Fixpunkte gebrauchen, die übrigen aber nur noch lose um dieselben gruppiren werden. So fern aber eine Formenreihe vorübergehend eine Organisation aufweist, die für ausgestorbene Typen charakteristisch ist, werden wir von einem Stadium sprechen. Es wird dann wohl z. B. eine Ordnung der Condylarthra aufrecht erhalten werden, Meniscotherium und verschiedene völlig erloschene Periptychiden umfassend, jene Formenreihen aber, welche zwar nachweislich durch die Condylarthra gegangen sind, aber noch in die Gegenwart hereinragen, werden wir in jene Familien beziehungsweise Unterordnungen einfügen, mit welchen der betreffende Stamm vorläufig endet. Wir werden dann von einem Condylarthren-Stadium der Paar- und Unpaarhufer sprechen.

Was verdient aber schließlich den Vorzug, die Betrachtung und Zusammenstellung der Formen nach ihrer zeitlichen und entwicklungsgeschichtlichen Reihenfolge oder die Einpferchung in ein vorher festgestelltes starres System, wobei es fort und fort nöthig wird, der Natur Zwang anzuthun? Anders freilich verhält sich die Sache vom Standpunkt der Zweckmäßigkeit aus und erscheint in dieser Hinsicht die Systematik allerdings als eine Nothwendigkeit. Allein so wenig wir den praktischen Nutzen derselben unterschätzen dürfen, eben so wenig dürfen wir den Werth derselben überschätzen oder gar die Aufstellung eines Systems als Endzweck der Forschung betrachten.

Übrigens nimmt es sich doch recht sonderbar, um nicht zu sagen komisch aus, wenn sich Cope zum Anwalt der bisherigen Systematik aufwirft, denn wohl Wenige haben diesen Bau mehr durchlöchert und untergraben als gerade er selbst, und zwar nicht etwa bloß indirekt durch Entdeckung so und so vieler Zwischenformen zwischen bisher anscheinend scharf getrennten Gruppen, sondern auch direkt durch zahllose Änderungen des bisherigen Systems, wobei es ihm frei-

lich nicht erspart blieb, dass er gar manche seiner Verbesserungen doch als etwas allzu problematisch wieder zurücknehmen musste.

Nach Cope sollen die Diplarthra von den Amblypoda und nicht von den Condylarthra abstammen. Ich muss dagegen bemerken, dass auch die Amblypoda aller Wahrscheinlichkeit nach von den letzteren abzuleiten sind, oder besser ebenfalls das Condylarthren-Stadium durchlaufen haben. Die Artikulation des Cuboids mit dem Astragalus ist auch bei ihnen erst später eingetreten, veranlasst durch die gleichen Umstände wie bei den Perissodactylen und Artiodactylen, — wodurch aber doch wahrhaftig noch lange nicht die Ableitung dieser beiden Gruppen von den Amblypoda bedingt wird —. Die Organisation des Carpus ist ja ohnehin von der der Condylarthra fast gar nicht verschieden, außerdem hat auch der älteste Amblypode — Pantolambda — so viele Anklänge an die Condylarthra, dass er denselben fast eben so gut beigezählt werden könnte wie den Amblypoda und hat dies ja Cope auch selbst ursprünglich gethan (Proc. of the Acad. of Nat. Scienc. Philad. 1882. pag. 96). Was dieser Forscher zur Begründung seiner Ansicht anführt, dass die Perissodactylen und Artiodactylen durch die Amblypoda gegangen sein sollten, ist mir freilich nur zum Theil bekannt, da ich jene Nummer des American Naturalist, in welcher diese Beziehungen ausführlicher besprochen werden, nicht bekommen konnte. Die rein hypothetischen Hyodonta jedoch, welche Cope schon früher aufgestellt hat, halte ich unter allen Umständen für höchst überflüssig und wird auch wohl inzwischen keine denselben angehörige Form entdeckt worden sein.

Der Baume'schen Erklärung des Milchgebisses gebe ich so lange den Vorzug vor der Wortman'schen Ansicht, als nicht die Kluft zwischen Reptilien und Säugethieren besser überbrückt sein wird. Zur Zeit glaube ich, sind jedoch Vergleiche zwischen beiden Klassen in Bezug auf die Bezahnung noch vollkommen unstatthaft. Überdies möchte ich zu bedenken geben, dass bei den Reptilien der neue Zahn innerhalb des alten entsteht, der ihn wie eine Kappe bedeckt, während bei den Säugethieren der neue Zahn stets zwischen zwei Milchzähne zu stehen kommt und sich in einer besonderen Pulpa entwickelt. Trotzdem ist es erst noch die Frage, ob sich nicht die scheinbar widersprechenden Ansichten Baume's und Wortman's am Ende ganz gut vereinigen lassen; doch komme ich auf diese Sache ohnehin bei einer anderen Gelegenheit in Bälde zu sprechen.

Nachschrift.

Ich vergaß momentan die Dinosauria, bei welchen zum Theil — Iguanodon etc. — allerdings Ersatzzähne neben den alten Zähnen entstehen. Das Gebiss dieser Reptilien hat aber doch wahrhaftig keine weiteren Beziehungen zu dem der Säugethiere.

Cope bezweifelt, dass Elasmotherium von Aphelops abstamme, wie ich angegeben hätte; ich habe hierauf nur zu bemerken, dass das Fragezeichen, welches ich in dem betreffenden Schema pag. 30 zwischen beide gestellt habe, doch sicher auch einige Bedeutung haben dürfte. Was die Zehenzahl des amerikanischen Elotherium betrifft, so habe ich mich allerdings in so fern geirrt, als ich schrieb: »Cope glaubt diesem Thier vier Zehen an jeder Extremität zuschreiben zu sollen«, indem derselbe in Wirklichkeit nur von vier Zehen am Vorderfuß gesprochen hat; allein es wäre doch nicht mehr als in Ordnung gewesen, dass derselbe in der betreffenden Kritik auch seinen einstigen Irrthum bekannt hätte, statt den fraglichen Passus so zu formuliren, dass Jeder, der meine Arbeit nicht selbst gelesen hat, sich denken musste, es wäre ich der alleinige Urheber dieser irrigen Angabe. Dass Elotherium indess wirklich nur zwei Zehen besessen habe, ist aus der mystischen Diagnose des berühmten Prof. Marsh (Amer. Journ. Sc. and Arts. 1873. pag. 487), welche Cope seiner ersten Notiz zu Grunde gelegt hat, absolut nicht zu entnehmen.

Zum Schlusse erkläre ich, dass dies mein letztes Wort in dieser Sache ist und dass ich weitere Angriffe von Seite Prof. Cope's unbeantwortet lassen werde, da eine fortgesetzte Polemik nur die Geduld der Leser in Anspruch nehmen würde.

München, den 7. Oktober 1886.

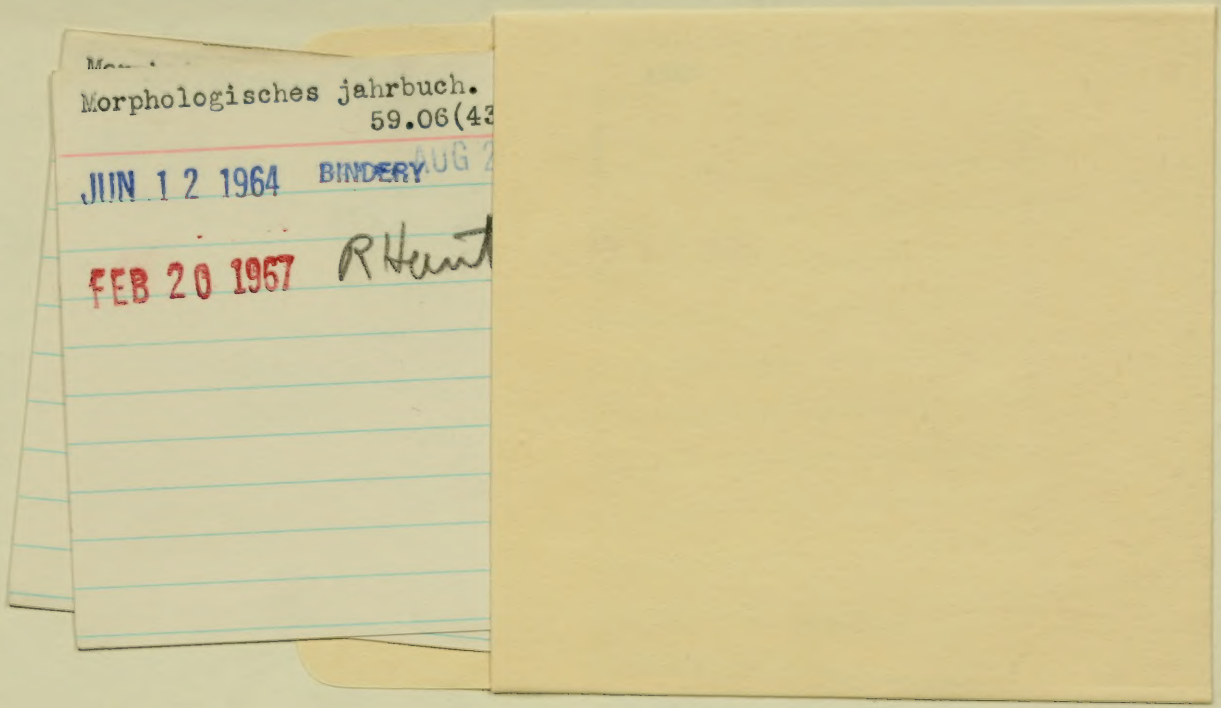
Notiz.

Von

Max Schlosser, München.

Professor E. D. Cope in Philadelphia, der auf dem Gebiete der Paläontologie der Wirbelthiere so Hervorragendes geleistet hat, will demnächst sein Werk »Tertiary Vertebrata« (Report on the U. S. Geol. Survey of the Terr. Vol. III) fortsetzen und zugleich ein weiteres Werk »Palaeozoic and Mesozoic Vertebrata« in Angriff nehmen. Für die Kosten dieser Werke persönlich aufzukommen, ist Prof. Cope begreiflicherweise nicht im Stande, und da auch von Seite der Geol. Survey keine Mittel für diesen Zweck zu erhalten sind, so beabsichtigt derselbe an den Kongress der Vereinigten Staaten von Nordamerika ein Gesuch um pekuniäre Unterstützung einzureichen. Es ist den deutschen Zoologen und Geologen der Name Cope wohlbekannt. Seine wichtigen Entdeckungen auf dem Gebiete der fossilen Wirbelthiere haben die Wissenschaft außerordentlich bereichert. Nicht minder bekannt ist es aber auch, welche Opfer an Zeit und Geld Prof. Cope für dieselbe gebracht hat, gar nicht zu reden von den mannigfachen Strapazen und Gefahren auf seinen Expeditionen. Mit um so aufrichtigerer Freude würde man aber auch in Deutschland die Kunde vernehmen, dass der Kongress diesem Gesuch die wohlverdiente Berücksichtigung habe angedeihen lassen. Bei der anerkannten Liberalität dieser hohen Korporation und ihrem regen Eifer für die Förderung der Wissenschaft ist die Gewährung der nöthigen Mittel so ziemlich außer allem Zweifel.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.


Morphologisches jahrbuch.
59.06(43
JUN 12 1964 BINDERY
FEB 20 1967

AMNH LIBRARY
100130344